

THESIS

MUNICH

1966

LANE MEDICAL LIBRARY
STANFORD UNIVERSITY
300 PASTEUR DRIVE
PALO ALTO, CALIF.

ÜBER DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTE
DER NIERE

Karin Hinrichs

AUS DER UROLOGISCHEN KLINIK DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

Direktor: Prof. Dr. F. May

ÜBER DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER NIERE

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde in der gesamten Medizin
verfaßt und
einer Hohen Medizinischen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von
Karin Hinrichs
aus Königsberg/Preußen

München 1966

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Universität München

Berichterstatter: Priv.-Doz. Dr. Dr. E. MATOUSCHEK
Mitberichterstatter: Prof. Dr. F. MAY
Dekan: Prof. Dr. R. ZENKER

Tag der mündlichen Prüfung: 15.2.1966

INHALT

1. ALLGEMEINE EINLEITUNG

1. Die Bedeutung der Eltern für das Kind
2. Die Aufgabe der Eltern im Hinblick auf die Erziehung
3. Die Verantwortung der Eltern für das Wohlbefinden des Kindes
4. Die Rolle der Eltern bei der Entwicklung des Kindes
5. Die Bedeutung der Eltern für die soziale Integration des Kindes

MEINEN ELTERN GEWIDMET

2. DANKSAGUNG

1. Dank für die Liebe und Unterstützung
2. Dank für die Gebote und Verbote
3. Dank für die Ratschläge und Ermahnungen
4. Dank für die Geduld und Vergebung
5. Dank für die Hoffnung und Tröstung

3. SCHLIESSENDE BEMERKUNGEN

A. EINLEITUNG	7
B. MORPHOLOGISCHER TEIL	7
I. Grundlagen der Entwicklungsgeschichte	7
II. Die wichtigsten Exkretionssysteme in der Tierwelt und ihre Entwicklung	9
III. Haupttierstämme und ihre Ausscheidungsorgane	17
IV. Zusammenfassende Darstellung der Entwicklung und Morphologie der Ausscheidungsorgane bei den Haupttierstämmen	36
C. PHYSIOLOGISCHER TEIL	38
I. Stammesgeschichte und Arbeitsweise der Exkretionssysteme	38
II. Exkrete und Möglichkeiten der Exkretion bei verschiedenen Tierstämmen	41
III. Haupttierstämme und Arbeitsweise ihrer Ausscheidungsorgane	43
IV. Zusammenfassende Darstellung der Physiologie der Ausscheidungssysteme bei den Haupttierstämmen	50
D. LITERATURNACHWEIS	51

Digitized by the Internet Archive
in 2026

A. EINLEITUNG

In der vorliegenden Arbeit soll versucht werden, die Entwicklung der Niere in aufsteigender Tierreihe darzustellen.

Als besondere Kriterien der Entwicklung sollen Morphologie und Physiologie der einzelnen Exkretionssysteme betrachtet werden.

Die Anpassung der Lebewesen und ihrer Ausscheidungsorgane an die Lebensverhältnisse in den verschiedenen Erdzeitaltern soll dabei besonders hervorgehoben werden.

B. MORPHOLOGISCHER TEIL

I. GRUNDLAGEN DER ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

Um über die Entwicklungsgeschichte der Ausscheidungsorgane berichten zu können, müssen einige, immer wiederkehrende Termini der Keimesentwicklung zu Beginn erklärt werden.

Die höheren Stufen in der Embryonalentwicklung sind bei den einzelnen Tierstämmen sehr unterschiedlich.

Gemeinsam sind allen zunächst 2, später 3 Gewebsschichten, die sich nach der Teilung der Eizellen ausbilden. Bei den Coelenteraten und Schwämmen sind es noch das Ento- und Ektoderm, bei den höher entwickelten Tieren kommt eine dritte Schicht, das Mesoderm, hinzu. Letztere ist für die Entwicklung der Niere von besonderem Interesse.

Bei den Anneliden und Mollusken liefern zwei Urmesodermzellen solide, streifenförmige Zellmassen, die Mesodermstreifen, in denen sich später das Coelom oder die sekundäre Leibeshöhle, bildet. Diese erfährt analog zu den Körpersegmenten eine Gliederung in einzelne Coelomsäcke. Bei den Echinodermen und Branchiostomen lassen sich auf paarige Falten des Entoderms zurückführen, von dem sie sich vollkommen abtrennen. Diese Falten werden bei den Chordaten durch solide Wucherungen ersetzt, die sich später aushöhlen.

Zu den paarigen hintereinandergelegenen Coelomsäcken, den sogenannten Ursegmenten, auf der Dorsalseite des Tieres treten ventral paarige ungegliederte einheitliche sekundäre Leibeshöhlen hinzu, die von den sogenannten Seitenplatten gebildet werden (s. Abb. 4). Coelomsäcke und Seitenplatten entstammen dem Mesoderm. Sie halten eine Verbindung durch die Ursegmentstiele aufrecht, die entweder einen soliden Zellstrang oder ein Lumen mit einem Wimperntrichter, dem Nephrostom, darstellen.

Bei den niederen Wirbeltieren sieht man die Ursegmentstiele noch in streng metamerer Anordnung. Bei höheren Wirbeltieren sind sie dagegen im kaudalen Körperabschnitt so dicht zusammengedrängt, daß sie als einziger "nephrogener" Gewebsstrang imponieren, der sich erst allmählich ausdifferenziert: Die mesodermalen Ursegmentstiele liefern das Material für die Ausscheidungsorgane.

Aus den Teilen der Ursegmentstiele, die der dorsalen Körperfläche, dem dorsalen Ektoderm also, zugekehrt sind, wachsen Zellstränge hervor, die sich kaudalwärts umbiegen und sich zu einem Wulst verbinden. Dieser höhlt sich später aus und wird zum Vornierengang. Die lateralen Teile der Ursegmentstiele, die mit den Nephrostomata die Verbindung mit dem Coelom, auch Splanchnotom genannt, aufweisen, differenzieren sich zu Ergänzungskanälchen und später zu ganzen Kammern aus (s. Abb. 5). Mit fortschreitender Entwicklung geben die medialen Abschnitte die Verbindung mit den Ursegmenten, dem Myotom, auf, zerfallen in Mesenchymzellen und werden selbständig.

II. DIE WICHTIGSTEN EXKRETIONSSYSTEME IN DER TIERWELT UND IHRE ENTWICKLUNG

Beginnen wir mit der Beschreibung des primitivsten Ausscheidungssystems, dem der Protonephridien bei Parenchymiern und Anneliden:

Die Protonephridien entstammen dem Mesoderm (s. Abb. 1), das als solider Zellstrang vom kaudalen Körperende einwuchert und ein Lumen erhält (s. Seite 15). Die immer paarig auftretenden Kanäle können sich am Kopfende verzweigen oder mit einem unpaaren Ende nach außen münden. Immer sind sie jedoch kranial abgeschlossen gegen das Coelom. (Pflugfelder 1962, Korschelt & Heider 1936).



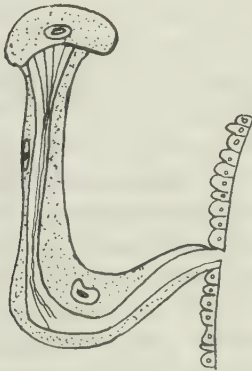
PROTO-
NEPHRIDIIEN

BEI
PLATHELMINTHEN
UND
ANNELIDEN

AUS: KÜHN.

ABB. 1.

Im einfachsten Falle erfüllt eine einzige Zelle, die sogenannte Endzelle, diese Aufgabe. Im Plasma des Zellkörpers, am Ende einer jeden Kanälchenverzweigung gelegen, beginnt eine Kapillare, in der eine Wimpernflamme schlägt, die ebenfalls im Zellkörper ihren Ursprung hat (s. Abb. 2). Durch Undulation des Wimpernbüschels wird ein Flüssigkeitsstrom erreicht, der die aus dem Coelom in den Kanal abfiltrierten Exkrete an die Außenwelt befördert:



ENDZELLE MIT
WIMPERNBÜSCHEL

BEI

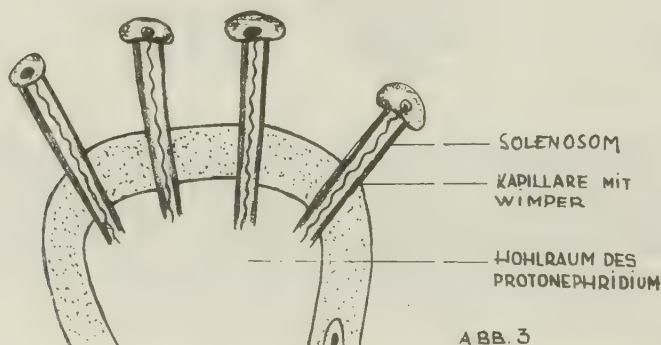
PLATHELMINTHEN,
ANNELIDEN,
MOLLUSKENLARVEN

AUS: KORSCHKEIT UND
HEIDER

ABB. 2.

Etwas differenzierter ist der Abschluß des Kanals eines Protonephridiums durch mehrere Endzellen, die als Solenocyten frei in die Leibeshöhle hineinragen (s. Seite 17). Die kugeligen Zellkörper sind durchsetzt von einer zylindrischen Kapillare und durchbohren die Wand des Kanals. Von ihnen geht nur eine undulierende Wimper aus.

Diese Zellen werden bei Polychäten gefunden.
(KORSCHOLT & HEIDER 1936) (siehe Abb. 3):

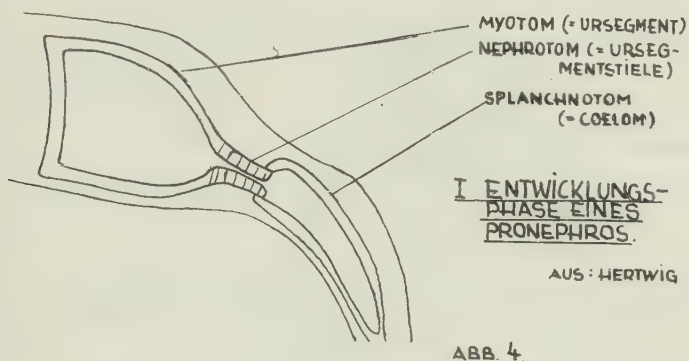


SOLENOCYTEN BEI POLYCHÄTEN

AUS: KORSCHOLT + HEIDER

Auf die Protonephridien folgen in aufsteigender Tierreihe die Metanephridien, die jeder Art von Endzellen entbehren und offen mit einem Nephrostom beginnen. (Man findet sie bei Tiergruppen mit innerer Körpersegmentierung, nämlich bei den Oligochäten). Die Metanephridien sind paarig, aber schon segmental angeordnet. Die Nephrostome liegen im vorangehenden Körpersegment, in dem der einzelne Kanal nach außen führt (s. Seite 19). Nur durch die metamere Anordnung bilden die Metanephridien einen Übergang zum nächsthöheren Organismus, dem Pronephros, der nicht mehr als Ausscheidungssystem, sondern bereits als echtes Nierenorgan bezeichnet werden muß. In der Tierreihe findet man ihn zuerst bei den Vertebraten, die ihn allerdings nur während der Embryonalzeit oder während eines Larvenstadiums in Funktion

setzen. - Bei langer Embryonalentwicklung erfolgt eine durchgreifende Rückbildung des Pronephros, bei einem langen Larvenstadium bleibt er dagegen länger funktionstüchtig.



Bildungsmaterial für den Pronephros, die Vorniere, ist wieder das Mesoderm, genauer die Ursegmentstiele oder sogenannten Nephrotome (s. Abb. 4). Die lateralen Lamellen wachsen knospenartig hervor und bilden durch Aushöhlen, kaudales Abknicken und Zusammenwachsen den Vornierengang, so wie es anfangs beschrieben wurde. (s. Seite 8). Die lateralen Teile werden zu Ergänzungskanälchen (VON IHLE u. a., 1927) und schließlich zu ausgeweiteten inneren Pronephroskammern, die mit Nephrostomkanälchen in das Splanchnotom oder Splanchnocoelom ausmünden. Gefäßschlingen aus der Aorta umgeben die Kammern und stülpen sie ein, so daß wir hier die Bildung von inneren Glomerula vor uns haben (s. Abb. 5). In gleicher Weise entstehen die äußeren Glomerula, die in der Nähe der Nephrostomata, also außerhalb der inneren Pronephroskammer, gelegen sind.

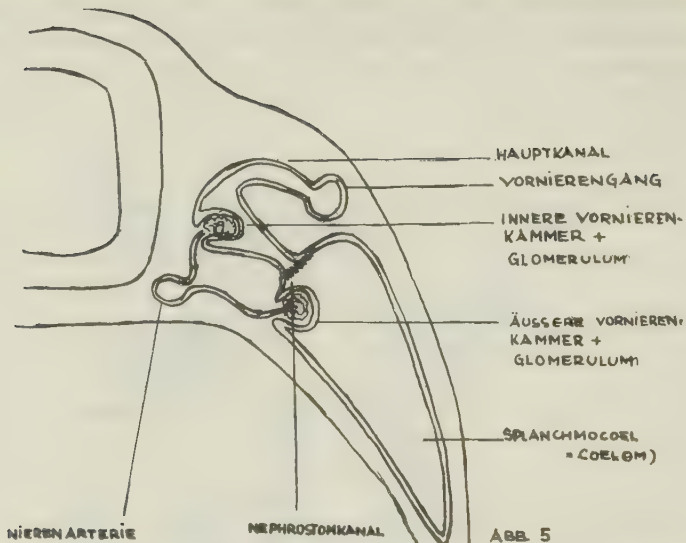


ABB 5

II. ENTWICKLUNGSPHASE EINES PRONEPHROS.

AUS:
PFLUGFELDER

Bei den Chordaten findet sich zum ersten Mal in der Tierreihe ein vollentwickeltes Blutgefäßsystem, aus dem die anfallenden Stoffwechselprodukte eliminiert werden müssen. Daher tritt zum ersten Mal eine Verbindung zwischen Exkretionsorgan und Blutgefäßsystem auf. Zum ersten Mal erleben wir die Bildung eines inneren und äußeren Glomerulum und eines gemeinsamen Vornierenganges (s. Seite 22).

Nach KOZLIK, 1939, sind nun die Merkmale eines Vornierenkanälchens folgende:

- 1) Entstehung aus der lateralen Nephrotomlamelle.
- 2) Die Bildung eines inneren oder äußeren Glomerulum.
- 3) Die Bildung eines Vornierenganges durch Vereinigung der Kanälchen.

Weiterhin charakterisiert er das Vornierenkanälchen im Vergleich zum Urnierenkanälchen durch das Fehlen eines Kontaktpunktes, der besagt, daß das Kanälchen auf seinem Weg zum Vornierengang die Pronephroskammer berührt. Der Kontaktpunkt trennt den proximalen und distalen Kanalteil.

PFLUGFELDER 1962, beschreibt jedoch, daß der Vornierengang durch knospenartige Verdickungen, den Hauptkanälchen, die sich zu einem einheitlichen Wulst verbinden, entsteht. Dieser Vornierenwulst wächst nach kaudal zur Kloake des Tieres hin und höhlt sich dann aus. PFLUGFELDER nennt ihn den primären Harnleiter.

Als nächst höher entwickeltes Exkretionsorgan folgt in aufsteigender Tierreihe der Mesonephros, die Vorniere (s. Seite 26).

Bei den Süßwasserfischen und Amphibien fungiert sie als bleibendes Ausscheidungsorgan. Hier tritt sie überhaupt zum ersten Mal auf, um bei den höheren Wirbeltieren von einem komplizierter gebauten Organ abgelöst zu werden. - Die Entwicklung zum voll funktionstüchtigen Mesonephros verläuft analog zum Pronephros, wie sie KORSCHULT & HEIDER, 1936, beschreiben: Wieder basiert die Entwicklung auf den Ursegmentstielen. An ihrem dorsal- medialen Ende verlieren sie die Beziehung zum Myotom durch Umwandlung in Mesenchymzellen. Der dorsale Abschnitt der Ursegmentstiele wird zu den Hauptkanälen, die zu einer Knospe wuchern, und durch Umbiegen und Verschmelzen zum primären Harnleiter werden (s. oben). Der Rest wird zu den in das Coelom einmündenden Ergänzungskanälen, die sich wieder zu Kammern, den Mesonephroskammern, erweitern. Auch hier wird die Bildung von Glomerula beobachtet, die sich jedoch nur auf innere Glomerula beschränkt. Diese gehen eine sehr innige Verbindung mit den Mesonephroskammern ein, in die sie sich tief einsenken. Kammern und Glomerula bezeichnen wir zusammen als Malpighische Körperchen. Die Grössenzunahme der Malpighischen Körperchen beruht im wesentlichen auf der Fortentwicklung der Ergänzungskanälchen, so daß schließlich ein umfangreiches Exkretionsorgan zu beiden Seiten des Mesenteriums erscheint.

Die Nephrostomata können verloren gehen, immer jedoch münden die Hauptkanäle sekundär in einen schon vorher aus dem Ektoderm gebildeten primären Harnleiter, der hier als Wolff'scher Gang bezeichnet wird.

Ein Urnierenkanal besteht also aus:

- 1) dem Hauptkanal
- 2) der Mesonephroskammer mit dem inneren Glomerulum (= Malpighisches Körperchen)
- 3) dem Ergänzungskanal
- 4) dem Nephrostomkanal.

Während beim Pronephros nur ein einfacher Kanal vorhanden ist, geht beim Mesonephroskanal schon eine weitgehende Differenzierung vor sich. Hier kann man ein stark gewundenes Kanälchen mit proximalem und distalem Schenkel und außerdem ein abgeschlossenes Malpighisches Körperchen erkennen, so daß die Struktur eines Segmentes schon als Nephron bezeichnet werden muß.

Abweichend von KORSCHULT & HEIDER, 1936, vertreten VON IHLE, 1927, und TORREY, 1956, die Auffassung, daß sich die Differenzierung zu den einzelnen Nierenkörperchen, den Nephronen, erst dann vollzieht, wenn die Nephrotome sich vollkommen von Myo- und Splanchnotomen isoliert haben. Diese bezeichnen VON IHLE, 1927, und TORREY, 1956, als Segmentalbläschen.

Nach ihren Ausführungen entsteht sogar der primäre Harnleiter als erstes, indem er sich als solider Zellstrang vom nephrogenen, noch unsegmentierten Mesoderm ablöst. Er höhlt sich zu einem Gang aus und mündet in die Kloake. Die Sprosse der Hauptkanälchen wachsen gegen ihn vor und verbinden sich mit ihm.

Das Ausscheidungsorgan wird mit den Urnierenkanälchen und Wollf'schen Gängen von WEICHERT, 1951, in seiner Gesamtheit als Wollf'scher Körper bezeichnet.

Die Entwicklung des Exkretionssystems zum Mesonephros zeigen besonders die Reptilien.

Bei den Säugetieren findet man keine primären Segmentbläschen mehr, sondern nur einen mesonephrogenen Zellstrang, der in Zellhaufen zerfällt, ohne jede Abhängigkeit von der Körpersegmentierung. Doch wachsen auch hier noch Hauptkanälchen aus, die sekundär in den primären Harnleiter einmünden. Ein Teil der Ergänzungskanälchen bilden mit den Glomerula die Malpighischen Körperchen (s. Seite 33):

Nephrostomkanälchen fehlen regelmäßig.

Dies ist die Darstellung von BOLK, GOEPPERT, 1938.

PFLUGFELDER dagegen berichtet, daß sich der nephrogene Gewebsstrang erst durch die sekundäre Verwachsung der Ursegmentstiele bildet.

Vollkommen abseits von diesen Entwicklungsformen stehen die Amphibien mit der Bildung von sekundären Nephrotomen. Diese lösen sich als Zellmassen aus der Hinterwand der primären Nephrotome heraus und erhalten einen Hohlraum. Sie bilden einen Hauptkanal, Ergänzungs kanal und eine Mesonephroskammer mit Glomerulum und stellen durch Auswachsen des Hauptkanals eine Verbindung zum primären Harnleiter her. Aus der Wand eines sekundären Nephrotoms entspringt ein tertiäres Nephrotom, so daß in einem Körpersegment bis zu 8 Nephrotome gefunden werden.

Allen oben aufgeführten Tiergruppen mit einem Mesonephros ist gemeinsam:

- 1) innere Glomerula
- 2) sekundäre Einmündung in den Urnieren- oder Wollf'schen Gang
- 3) Nephrostome nicht unbedingt nachweisbar
- 4) kaudale Entwicklung vom angelegten Pronephros
- 5) stark gewundene und in Schleifen gelegte Mesonephroskanälchen.

Wie schon in der Einleitung kurz angedeutet, erfordert ein komplizierter Organismus auch ein höherentwickeltes Ausscheidungsorgan, daher erscheint bei Vögeln und Säugetieren der Metanephros, die Nachniere. Ungeachtet jeder Körpersegmentierung stellt ein Nierenblastem, d.h. mesodermales, nephrogenes Gewebe, das Material für die harnbereitenden Teile des Organs.

Während beim Pro- und Mesonephros sich die Kanälchen zuerst differenzierten, erfolgt hier der erste Entwicklungsschritt vom primären Harnleiter, dem Urnierengang, aus. - Vor- und Urniere werden zwar angelegt, werden jedoch bald wieder funktionsuntüchtig. Vom Ende des primären Harnleiters wächst die sogenannte Ureterknospe gegen die Metanephrosanlage vor und wird zum sekundären Harnleiter, dem Ureter. Sie verbreitert sich und bildet das Nierenbecken. Allmählich überdeckt sie das gesamte Metanephrosblastem, wird zur Nierenrinde und schickt Sprosse aus, die die größeren Ductus papillares und kleineren Urnieren-Sammelröhren darstellen. Den Ausläufern der Ureterknospe sitzt das Blastem wie Kappen auf, die dadurch zu weiterer Entwicklung induziert werden:

Sie kugeln sich ab, werden hohl, wachsen zu Kanälen aus, die den Nephrostom- oder Ergänzungskanälchen entsprechen und gewinnen unter allmählicher Verschmelzung Anschluß an die Sammelröhren. An den distalen Enden dieser neugebildeten Kanäle wachsen Mesenchym-Glomerula mit Kapseln ein und stellen so die Malpighischen Körperchen dar: Man findet also der Entwicklung nach zwei verschiedene Kanalsysteme, denen unterschiedliche Funktionen zukommen:

- 1) das ektodermale Sammelsystem mit
 - a) Sammelröhren
 - b) sekundären Harnleitern (= Ureter)
- und 2) das mesodermale, sekretorische, harnbereitende Kanalsystem mit
 - a) Malpighischen Körperchen
 - b) anschließenden gewundenen Kanälchen mit verschiedenen Abschnitten:
Tubuli contorti, Henle'sche Schleifen, Schaltstücke.

Mit der vorhergehenden Darstellung, die sich hauptsächlich auf Literatur von PORTMANN, 1959, stützt, ist ein vollentwickeltes Nephron beschrieben.

Ältere Autoren, wie VON IHLE, 1927, und KORSCHOLT & HEIDER, 1936, und jüngere Autoren wie PORTMANN, 1959, stimmen in ihren Berichten überein, daß der Metanephros aus einem mesodermalen Anteil, den Malpighischen Körperchen mit anschließendem Kanal und aus einem ektodermalen Anteil, dem Sammelröhrensystem, besteht. Dieser komplizierte Aufbau eines Ausscheidungsorgans ist nur bei dem Metanephros nachzuweisen. Während bei Reptilien und Vögeln dem Mesonephros noch eine außerordentliche Aufgabe zukommt, erfüllt bei den Säugetieren nur noch der Metanephros die exkretorische Funktion.

Pronephros und Mesonephros werden teilweise zu Genitalorganen umgebaut, wenn sie nicht zu Rudimenten zurückgebildet werden. -

Folgende Tabelle mag veranschaulichen, wie in fortschreitender Tierreihe der Metanephros allein die Funktion des Exkretionssystems beim erwachsenen Tier übernimmt:

	Hagfisch	Neunauge	Pisces	Amphibia	Reptilia	Aves	Mammalia
Pronephros	erwachs. Tier	Embryo	Embryo	Embryo	Embryo	Embryo	Embryo
Mesonephros		erwachs. Tier	erw. Tier	erwachs. Tier	Embryo	Embryo	Embryo
Metanephros				und	Embryo erw. Tier	Embryo erw. Tier	Embryo erw. Tier

aus PROSSER

ABB. 6..

III. HAUPTTIERSTÄMME UND IHRE AUSSCHIEDUNGSORGANE

Als erste Tierart mit einem zusammenhängenden Exkretionssystem werden die *Parenchymia* beschrieben, deren bekanntester Vertreter *Fasciola hepatica* ist. Man findet Protonephridien, die nicht dem Mesoderm, sondern als große Ausnahme einem Ektodermzellstrang entstammen, der hufeisenförmig vom hinteren Ende des Embryo eingewuchert ist (s. Seite 7). Dieser hat sich zu Kanälen mit endständiger Wimpernflamme ausgebildet und verläuft in den Zwischenräumen des Parenchymgewebes durch den ganzen Körper. Mit fortschreitender embryonaler Entwicklung vereinigen sich die noch getrennten Ausführungsgänge zu einem unpaaren Endstamm. - Bei den Turbellarien und Nemertini dringen diese beiden Zellstreifen zwischen Oesophagus und Cerebralorganen, nahe der Pharynxanlage ein (KORSCHOLT & HEIDER, 1936, HERTER, 1950, PFLUGFELDER, 1962).

Das Bildungsmaterial der Protonephridien bei den *Parenchymia* ist immer das Ektoderm, nur der Ort ihrer Ausmündung ist unterschiedlich. Er bestimmt die Bezeichnung des Ausscheidungssystems, so daß bei den Turbellarien und Nemertini die Protonephridien, Kopfnieren, genannt werden.

HERTER, 1950, beschreibt sogar noch eine dritte Art der Ausmündung, bei der viele Poren auf der Dorsalseite des Tieres die Verbindung des Systems mit der Außenwelt herstellen.

Protonephridien dienen auch bei den Anneliden (s. Abb. 7 + 8) der Exkretion, sie entstehen bei den Archianneliden, Polychäten und den Larven einiger Oligochäten in sogenannter indirekter Entwicklung, im Gegensatz zur Entwicklung aus den drei Keimblättern, der sogenannten indirekten Entwicklung. Aus einem Teil des Mesenchyms differenziert sich in der Kopffregion ein primäres Archinephridienpaar aus, das zu einem sekundären Protonephridienpaar umgewandelt wird. Es finden sich entweder einfache, unverzweigte Schläuche, die durch einen unpaaren Ausgang auf der Mitte der Ventrallinie nach außen ausmünden, oder weitverzweigte, umfangreiche Gebilde, die die Lücken des Zwischengewebes ausfüllen. In beiden Fällen wird sie jedoch durch Solenocyten (s. Seite 10) gegen die Leibeshöhle abgeschlossen.

Die direkte Entwicklung führt dann bei den Oligochäten von Zellen der mesodermalen Ursegmentwand, den Nephroblasten, zu segmentalen Nephridien. Der Nephroblast eines jeden Coelomsäckchens liefert in axialer Richtung Zellen, die schleifenförmige Kanäle bilden und Anschluß an eine flache ektodermale Einstülpung anstreben. Durch diese münden sie nach außen.

Diese sogenannten Metanephridien sind durch die Körpersegmentierung des Tieres segmental angeordnet, beginnend im Coelom mit einem Wimpern-

trichter, dem Nephrostom, und erweitern sich im folgenden Segment zu einer Blase, die sich nach außen hin öffnet, mit einem Porus. In seltenen Fällen, z.B. bei Lumbricus, werden die Nephrostome sekundär verschlossen.

Umgewandelte Metanephridien eines Segments sind auch die Analblasen bei Bonellia (KORSCHOLT & HEIDER): umfangreiche Blasengebilde beginnen mit einem Flimmertrichter und münden in den Enddarm.

Während sich vorstehende Beschreibung der Metanephridien auf den Bericht neuerer Autoren (PORTMANN u. a.) stützt, berichten ältere Autoren (VON IHLE u. a.) bei den Anneliden noch über eine Vereinigung von Metanephridien und Coelomodukten, die auch dem Coelomepithel entstammen und als segmental angeordnete Kanälchen dem Transport der Genitalprodukte dienen. Sie werden Nephromixia genannt.

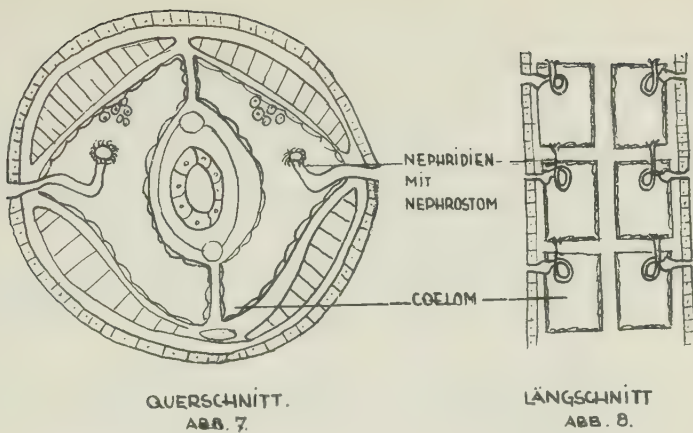
Eine tiefgreifende Umwandlung erfahren die Metanephridien in der Reihe der Arthropoden. Hier werden sie als Nephridien oder als Drüsen bezeichnet und unterscheiden sich nur in der Lage bei den einzelnen Tierstämmen.

Die Entwicklung verläuft in allen Fällen gleich:

Das Material für Coxaldrüsen der Spinnen und Skorpione liefert das fünfte Ursegmentpaar. Das Coelomsäckchen wird mit in das System eingebaut: Es wird zum sogenannten Endsäckchen (Endbläschen), dessen eine Wand sich lateral zipfelartig ausstülpt und zunächst als gestreckter Schlauch gegen das Ektoderm hin zuwächst. Dieser erfährt bald eine Abknickung, so daß dadurch ein distaler Teil, der spätere Ausführungsgang, und ein proximaler Teil, der eigentliche Drüsenschlauch, unterschieden werden kann. Während eine Ektodermverdickung Verbindung mit dem distalen Kanalteil unter Bildung eines Pores anstrebt, legt sich der Kanal in Schleifen.

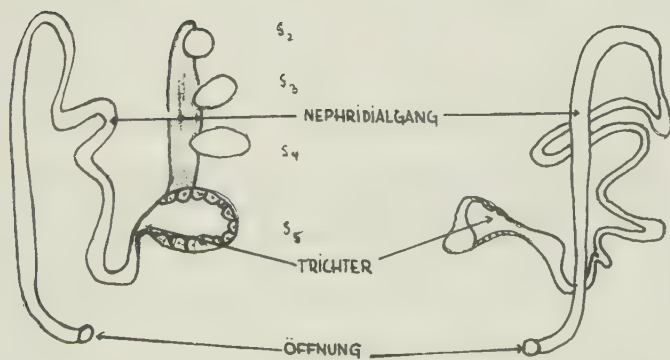
(siehe Abb. 9, S. 19).

Die Ausmündung der Coxaldrüsen erfolgt meistens an der Basis des dritten Beinpaars, dem fünften Ursegment, so z.B. immer bei Limulus.



NEPHRIDIIEN BEI ANNELIDEN.

AUS: KÜHN



ENTWICKLUNG DER COXALDRÜSE BEI LIMULUS.

ABB. 9.

AUS: KORSCHKEIT, HEIDER.

Während KORSCHOLT & HEIDER, 1936, und PFLUGFELDER, 1962, nur von einer Anlage im 5. Ursegment sprechen, unterscheidet MORITZ, 1959, in einer Arbeit ganz genau zwischen einer embryonalen und postembryonalen Entwicklung der Coxaldrüsen: Jedem Segment des Prosoma spricht er die Anlage der Coxaldrüsen zu, jedoch tritt die weitere Differenzierung nur im ersten und dritten Laufbeinsegment in den Vordergrund. Hier nimmt das Epithel drüsenartigen Charakter an, während die Zellen der übrigen Anlagen den Coelomepithelien ähneln. - Mit Fortschreiten des embryonalen Wachstums kann man folgende Teile der Coxaldrüse erkennen:

- 1) den embryonalen Sacculus, einem Restteil des Coeloms, der den Nephridialtrichter einverleibt hat, mit einem embryonalen Schaltstück,
- 2) den Drüsenhauptteil, das embryonale Labyrinth,
- 3) den voluminösen embryonalen Drüsensack, der weit nach kaudal hin reicht,
- 4) ein nach kranial sich verengendes, sich dann wieder ausweitendes Stück, die embryonale Harnblase.

Von diesen vier Teilen bilden sich die Harnblase, die Öffnung am ersten Laufbeinsegment, und danach der embryonale Sacculus mit Schaltstück in diesem Segment zurück, so daß nur am dritten Laufbein ein definitiver Ausführungsgang übrigbleibt. Zu diesem führt ein erweiterter Drüsensack, der später ein zweischichtiges Drüsenepithel erhält.

Von einem distalen und proximalen Teil berichtet MORITZ nicht.

Die Ausmündungsstellen der Maxillar- oder Schalendrüsen finden sich hingegen an der Basis der zweiten Maxille, so bei allen Crustaceen, oder an der Basis der Mandibula, dann Mandibula- oder Antennendrüse genannt. Der Bau und der Gang der Entwicklung entspricht den Coxaldrüsen. Nur schreiben hier die meisten Autoren dem Ektoderm, außer dem Porus, auch kurze Ausführungsgänge zu.

Während die Crustaceen und die meisten Arten der Arachnoiden die segmentale Anordnung des Exkretionssystems aufgegeben haben und sich nur auf ein Nephridienpaar beschränken, zeigen die Onychophoren (z. B. Peripatus) wieder in jedem Segment Nephridien. Länge und Windungen der Kanäle variieren von der Kopfreion bis zum kaudalen Ende des Tieres. In den ersten Segmenten treffen wir noch auf Nephridien in vereinfachtem Bau, bis sie am letzten Beinpaar als Coxaldrüsen bezeichnet werden können.

Die Insekten weisen dagegen überhaupt keine Nephridien auf, sondern zeigen nur Ausstülpungen des ektodermalen Enddarms, die innen von Mesoderm-

zellen überzogen sind und als Malpighische Gefäße in den Anfang des Enddarms münden (KORSCHULT).

Beim nächsthöheren Tierstamm, den Mollusken, trifft man nicht auf eine Weiterentwicklung der Ausscheidungsorgane der Arthropoden, der Coxal- oder Maxillardrüsen, sondern auf eine Weiterentwicklung der Metanephridien der Anneliden. Auch hier stehen die Nierenkanälchen in offener Verbindung mit dem Coelom. Der nicht segmentale Körperbau der Mollusken fordert allerdings eine Einschränkung der Zahl von Ausscheidungsorganen, so daß bei einem einzigen Coelom nur ein Paar Nephridien gefunden werden. (Bei den Lamellibranchiaten ist überhaupt nur ein Nephridium vorhanden. Diese Tatsache knüpft allerdings wieder an die Arthropoden an).

Wie schon bei allen vorhergehenden Tierstämmen die Nephridien aus dem Coelom, dem Mesoderm, entstehen, so liefert auch hier die lateral-ventrale Wand das Bildungsmaterial für die Nierenbläschen. Diese stehen mit einer einzigen einheitlichen Leibeshöhle in Verbindung.

Die paarigen Coelomsäcke verschmelzen hier zu einer Pericardialhöhle. - Zunächst verdickt sich die Coelomwand rechts und links, legt sich dann in Falten und stülpt sich teilweise in die Höhle ein, so daß auf diese Weise der Renopericardialgang entsteht. Danach erfolgt die Weiterentwicklung in einen langen drüsigen Abschnitt, den proximalen exkretorischen Schenkel, der in einen langen, glatten, zurücklaufenden distalen Schenkel übergeht. Dieser kommuniziert durch einen ektodermalen Ausführungsgang mit der Mantelhöhle, d. h. mit der Außenwelt.

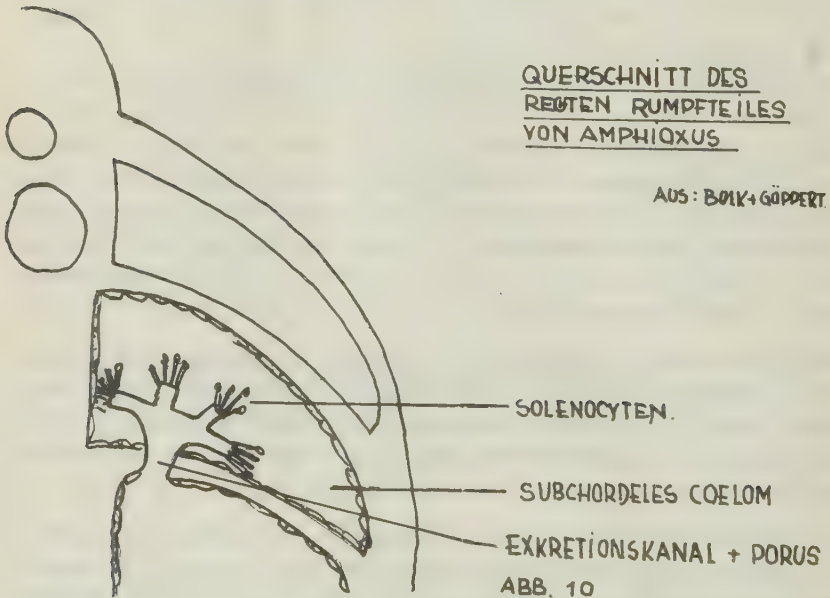
Die Nierenorgane der Cephalopoden sind paarig angelegt und beanspruchen durch Venenkonvolute mit drüsigen Anhängen, die in engem Kontakt mit ihnen stehen, großen Raum in der Leibeshöhle. Bei den Lamellibranchiaten wird die linke Anlage rudimentär und nur noch zu Funktionen des Geschlechtsapparates herangezogen (BOLK, GOEPPERT, 1938).

In fortschreitender Tierreihe differenzieren sich die Ausscheidungsorgane immer mehr zu einem einheitlichen Organ heraus: Während bei den Anneliden noch viele kleine Nephridien dazu dienen, die Exkrete aus dem Körper zu entfernen, so beobachtet man bei den Mollusken die Bildung eines einzigen oder paarigen Organs mit Drüsenapparat im abführenden Schenkel. Dieses erfüllt ebenfalls die Funktion der Exkretion für den Körper. Die Nieren der Mollusken werden in der Literatur häufig als Bojanus'sche Organe bezeichnet.

Nach dieser Betrachtung mag es absonderlich erscheinen, daß gerade bei dem ersten Chordatenstamm in der Tierreihe (als Beispiel dient Amphioxus), wieder viele, häufig bis zu hundert, Nephridien auftauchen, die einen Drü-

senapparat entbehren, einfacher gebaut sind, wieder Solenocyten tragen und voneinander unabhängig sind (s. Abb. 10). BOVERI und WEISS, 1890, beschreiben, daß die Nephridien in der Kiemenregion mit ihren reich an Solenocyten besetzten Ausbuchtungen (bis zu 500 Solenocyten pro Ausstülpung) in das subchordale Coelom hineinragen. Mit einem senkrechten, dann waagerechten Schenkel münden sie von oben in den Peribranchialraum (s. Abb. 11), das unsegmentierte Splanchnocoel.

Wichtig ist hierbei, daß die Solenocyten, und überhaupt die Nierenkanälchen, engen Kontakt mit arteriellen Gefäßen aufweisen. HERTER spricht sogar schon von Glomerula.



KORSCHOLT & HEIDER, BOLK und GOEPPERT, 1938, beschreiben einen protoplasmatischen Fortsatz der Solenocyten, der sich direkt an die Gefäße anheften soll. Die enge Verbindung des Exkretionssystems mit dem Blutgefäßsystem und die Konzentration der Nephridien auf eine bestimmte Körperregion -beim Amphioxus die Kiemenregion- sind bereits Kennzeichen des Pronephros.

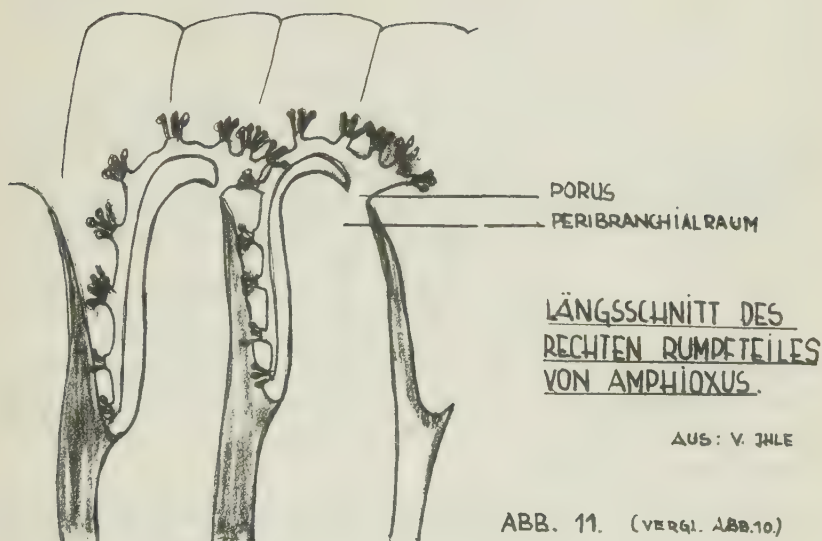


ABB. 11. (VERGL. ABB.10)

Bildungsmaterial sind auch hier wieder die Verbindungsstücke zwischen den einzelnen mesodermalen Ursegmenten. Das Coelom verdickt sich an dieser Stelle, stülpt sich vor und schnürt sich ab, um jeweils die Kanälchen entstehen zu lassen. Das Coelomepithel liefert die Solenocyten, die die Öffnungen der Kanälchen fest gegen das subchordale Coelom abschließen. GOODRICH und NAFF, 1939, sprechen von einem "Malpinselphänomen".

Als Besonderheit findet man bei *Amphioxus* das Hatschek'sche Nephridium, einen unpaaren Kanal über der Mundbucht, der sich in Bau und Entwicklungsvorgang nicht von den übrigen Segmentalorganen unterscheidet. Wenn man jetzt weiter die Reihe der Vertebraten verfolgt, so findet man eine Fortentwicklung des Exkretionssystems von *Amphioxus*. Während die meisten Autoren den Pronephros als Ausgangsorgan für diese Tierreihe ansehen, spricht WEICHERT 1951 von einem Archinephros, einer hypothetischen Form: Mit Nephrostomen beginnen die Kanälchen im Coelom, gehen auf ihrem Weg eine Verbindung mit dem Blutgefäßsystem ein -unter Bildung eines Glomerulum- und laufen in einen, alle Kanälchen vereinigenden Gang aus, der auf eine Papille in der Kloake nach außen mündet (s. Abb. 17).

Auch PORTMANN, 1959, führt alle Nierentypen auf diese Form zurück: Ein metameres Gewebe erstreckt sich über den gesamten Rumpf, dorsal vom Coelom gelegen. PORTMANN unterteilt es nur in Pronephros und Opisthonephros, während WEICHERT Pronephros und Metanephros unterscheidet. Er leitet vom Archinephros direkt über zum Pronephros, der durch seine Lage in der Kopfregion als Kopfniere bezeichnet wird.

Als funktionstüchtiges Organ beim ausgewachsenen Tier kann man den Pronephros nur bei Selachiern und einigen Teleostiern finden, nach der Darstellung von WEICHERT, 1951. HEIDERMANNS, 1957, beschreibt sogar schon bei den Selachiern den Mesonephros als einzig funktionstüchtiges Organ. Alle anderen Vertebraten weisen den Pronephros als Übergangsform im embryonalen Leben auf.

Es scheint also fließende Übergänge zu geben, d.h. man ordnet den Pronephros nicht einheitlich allen Tierstämmen als funktionstüchtiges Organ zu. Gemeinsam beschreiben alle Autoren nur eine Struktur: Die Kanäle münden mit Nephrostomen in das Coelom ein, umschließen mit inneren oder äußeren Pronephroskammern Glomerula und bilden schließlich durch Vereinigung aller Kanäle den primären Harnleiter.

Bei den Myxinoiden berichtet VON IHLE von einem Pronephros, der vom zwölften bis zum dreißigsten Segment reicht und, wie bei den Mollusken, eine bleibende Verbindung mit dem Coelom, der Pericardialhöhle, aufrecht erhält. Vom dreißigsten bis zum achtzigsten Segment münden die Nephrostomata schon in Teile, die sich vom Coelom abgelöst haben und Mesonephroscharakter annehmen. Der Pronephros der Selachier beginnt dagegen bereits im siebten Segment.

Einige Teleostier zeigen eine Sonderform des Exkretionssystems: Die Errungenschaft, die Kanälchen mit einem Gefäßknäuel in Verbindung zu bringen, verlieren sie, indem die blindendigenden Nierenkanälchen teils aufgezweigt, teils geknäuel in einem weitverzweigten, zwischengeschalteten Venennetz liegen. Man nennt diese Form aglomeruläre Niere (VON IHLE, 1927, HEIDERMANNS) (siehe Abb. 12 und 13).

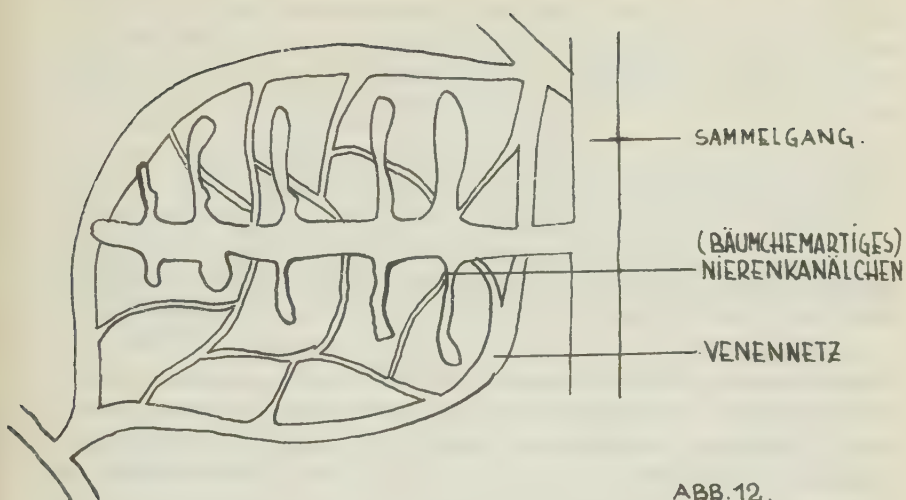


ABB. 12.

AGLOMERULÄRE NIERE BEI TELEOSTEERN.

AUS: PFLUGFELDER.

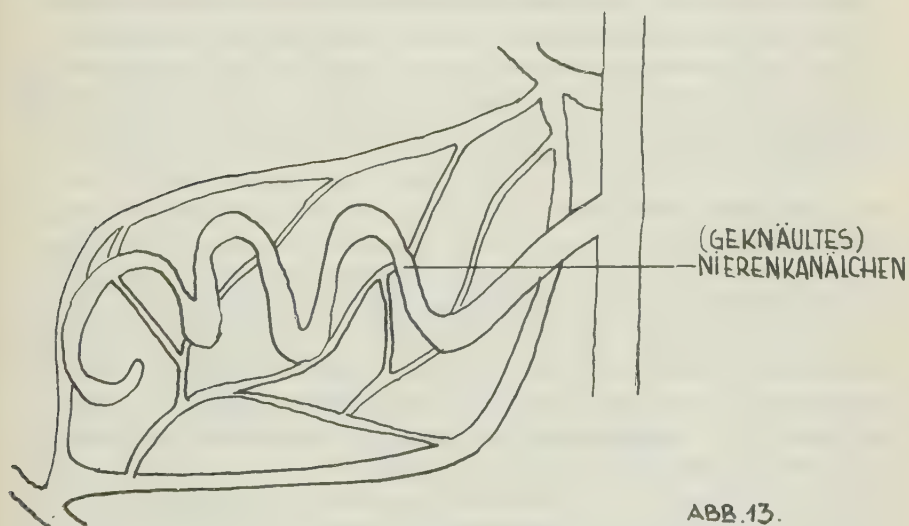


ABB. 13.

Die Behauptung, daß das Venennetz stets an den Nierenkanälchen, nie an den Malpighischen Körperchen, angelegt ist, findet in dieser Tatsache ihren Beweis. Vom Gesichtspunkt der Morphologie scheint die "Aglomerulärniere" nicht in die Gesamtentwicklung hineinzupassen, daß sie dennoch ihre Berechtigung hat, zeigt der physiologische Teil dieser Arbeit (s. S. 48).

Bei allen übrigen Fischen, Teleostiern, Ganoiden, Dipnoern, alle zu den Süßwasserfischen zählend, begegnen wir dann dem Mesonephros, der den Pronephros des embryonalen oder larvalen Lebens, der zu lymphoidem Gewebe umgewandelt wird, verdrängt hat. Immer fehlen dem Mesonephros die Nephrostomata, immer beginnen sie mit einem Glomerulum, von der modifizierten inneren Pronephroskammer, der BOWMANN'schen Kapsel, umgeben (= Malpighische Körperchen). Sie nehmen den Rumpfteil des Fischkörpers ein und behalten ihre Struktur, die als Fortentwicklung des Pronephroskanälchens sehr stark gewundene Kanäle zeigen. Wie schon vorher erläutert wurde (s. S. 13) besteht jetzt keine Kommunikation mit dem Coelom. Die äußere Form des Mesonephros kann variieren von schmalen, langen -bei Elasmobranchiern und Teleostiern- bis zu breiten, voluminösen oder sehr kurzen Organen. Im allgemeinen sollen die männlichen Mesonephrosnieren länger sein als die weiblichen, was nach WEICHERT, in Zusammenhang mit dem Genitalsystem stehen soll.

Ogleich der funktionierende Mesonephros der Fische, Amphibien, Reptilien in Entwicklung und Struktur dem embryonalen Mesonephros der Säugetiere identisch ist, fordern einige jüngere Autoren (TORREY, 1956, u. a.) die Bezeichnung Opisthonephros: Die Anlage, aus der bei den Säugetieren Meso- und Metanephros entstehen, ist bei den Fischen, Amphibien und Reptilien nur für den Mesonephros verantwortlich.

Auch PORTMANN spricht nur von Opisthonephros. Er unterteilt ihn allerdings in einen kranialen Pars sexualis, der bei den meisten Vertebraten mit den Gonaden in Beziehung tritt, und einen kaudalen Pars renalis, der bei Auftreten eines sekundären Harnleiters vom Pars sexualis völlig isoliert wird. Dies ist bei allen Säugetieren der Fall. Die "Niere" der Amnioten ist eine deutlich abgegliederte Pars renalis des Opisthonephros, deren Ausführgang, der Ureter, ontogenetisch von der Kloake her dem Nierengewebe entgegenwächst. VON IHLE sieht im Opisthonephros dagegen ein zusammenhängendes Organ, das aus Meso- und Metanephros besteht.

In der Literatur begegnet man auch häufig der Bezeichnung Rumpfniere im Vergleich zur Kopf- und zur Schwanzniere. Hiermit ist der mittlere Nierenanlagenteil gemeint, d. h. der hintere Teil des Pronephros, in dem Vor- und Urnierenkanälchen vorhanden sind, und der Mesonephros. Die Rumpfniere

schließt also die Übergangszone von Pro- nach Mesonephros ein. WEICHERT spricht von "Überlappung der Nierentypen".

Bei den Amphibien begegnen uns wieder Pronephros und Mesonephros. Im Embryo kommt ohne Ausnahme der Pronephros, beim erwachsenen Tier der Mesonephros als funktionstüchtiges Organ vor.

Interessant ist hier die Entwicklung, die immer näher zum Metanephros der Amnier führt: Die Anlage für den Pronephros ist auf das 4. - 15. Segment beschränkt, das jeweils ein Urnierenkanälchen mit Pronephroskammer mit Glomerulum und Nephrostomkanal liefert. Sein Hauptkanal ist jedoch schon in Schleifen gelegt und von einem venösen Kapillarnetz und lymphoiden Gewebe umgeben.

Der Mesonephros entsteht aus dem 30. - 100. Segment, erfährt innerhalb dieses Bereiches jedoch eine unterschiedliche Bildung: Vom 30. bis 50. Segment entstehen die Mesonephroskanälchen durch Isolierung der Ursegmentstiele zu Segmentalbläschen, die nach dorso-lateral zum primären Harnleiter hin und nach ventral zum Coelom hin wachsen, so daß daraus sekundäre Nephrostomkanälchen werden.

Das 50. - 90. Segment zeigt dann die Entstehung von sekundären und tertiären Nephrotomen in einem einzigen Segment. Diese verbinden sich, wie bereits eingangs berichtet (siehe Seite 14) unter Bildung eines eigenen Hauptkanals mit Auswüchsen des primären Harnleiters, so daß man in der hinteren Mesonephrosregion in einem Segment mehrere Nephrene vorfindet.

Im 90. - 100. Segment geht nun sogar ein Auswuchs des primären Harnleiters die Verbindung mit allen Kanälchen eines Segmentes ein. Man muß diesen Aufbau als dem Metanephros ähnlich ansehen. VON IHLE, 1927, nennt ein Nierensegment mit der Gesamtheit seiner Nierenkanälchen einen Nierenlobulus.

PFLUGFELDER, 1962, gibt abweichend von vorhergehender Darstellung nicht die Unterscheidungen in einzelne Segmentzonen an, sondern berichtet nur von einem Zellblastem, das den Mesonephros bildet.

Zum ersten Mal trifft man bei den Amphibien auf enge Verbindung zwischen ableitendem Harnsystem und den Gonaden, die zwar schon bei den Anneliden in den Coelomodukten bzw. Nephromixien (s. Seite 18) vorliegt, jedoch hier erst als Urogenitalsystem angesehen werden kann:

Vom kranialen Mesonephrosanteil wachsen ventral gegen die Gonaden "Genitalstränge" vor, die sich zum sogenannten intratesticulären Hodennetz vereinigen

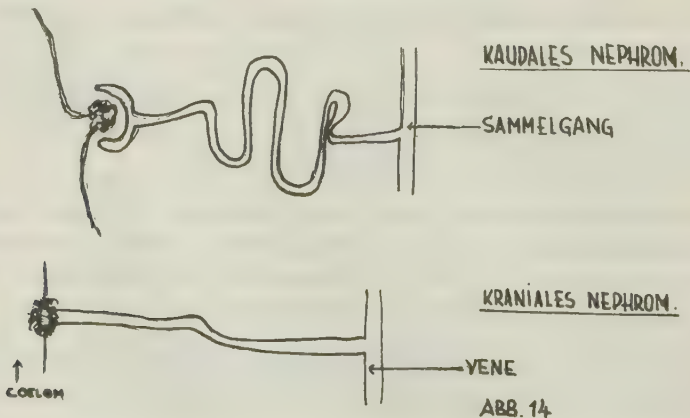
und nach "Aushöhlen" zu den Vasa efferentia werden, die die Geschlechtsprodukte in den primären Harnleiter (= Wolff'schen Gang), jetzt auch Vasa deferens oder Harnsamenleiter genannt, leiten. Hier werden Spermatozoen und Exkrete transportiert. Zur Mitte hin bilden die Genitalstränge in diesem Gebiet einen dünnen Kanal, den Bidder'schen Längskanal, bei der Kröte sogar ein Bidder'sches Organ (WEICHERT).

Dieses liegt kranial von den Gonaden.

Die enge Beziehung zwischen Genital- und Exkretionssystem kommt nur bei männlichen Tieren vor. Sie wird bei Schwanzamphibien noch dadurch verstärkt, daß sich der kraniale Mesonephrosanteil als enger Teil von dem kaudalen, langgestreckten und ausgedehnteren Teil abhebt, der nur der Harnbereitung und -ableitung dient (PORTMANN).

Den weiblichen Tieren fehlt die Verbindung vollkommen, so wie auch die Hauptkanälchen, die zum Wolff'schen Gang hinführen, viel kürzer und enger sind und überhaupt weniger hervortreten als die der männlichen Tiere im kaudalen Mesonephrosabschnitt.

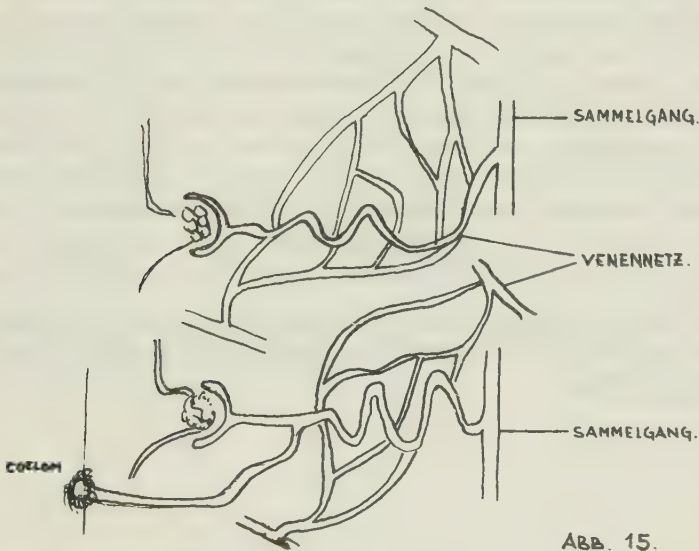
Einige Besonderheiten und Unterschiede bei den Untergruppen der Vertebraten finden sich in den späteren Entwicklungsstufen der Nephrene; So brechen die Nierenkanälchen, z.B. der Mesonephros der Anuren, nach Bildung der Nephrostome, besonders im kranialen Abschnitt, die Verbindung zu dem gemeinsamen Sammelgang ab, und münden stattdessen in ein Venennetz ein (PORTMANN, VON IHLE). Auf diese Weise stehen Coelom und Blutgefäßsystem direkt in Zusammenhang. Überhaupt spielt das Venensystem bei den Anuren eine große Rolle. Nach KUNST, 1936, reichen große venöse Bluträume weit in die Nierensubstanz hinein.



Charakteristisch sind für die einzelnen Glomerula die einzelnen Untergruppen der Amphibien: Ein schmaler, bewimperter Harnkanälchenhals gehört z. B. zu *Rana*, ein schmaler unbewimperter zu *Hyala*, ein gedrunken, breiter und bewimperter zu *Bufo vulgaris*. Die Anuren weisen immer einen Nephrostomkanal auf, der bei ihnen eine weite Verzweigung erfährt.

Die Urodelen verlieren dagegen in manchen Fällen diese Einrichtung der Nephrostomata, zeigen jedoch auch stark gewundene Hauptkanälchen, die in einem venösen Gefäßnetz liegen und bewimperte Teile zeigen. (s. Abb. 15).

Die Länge des Mesonephros ist der Körperlänge proportional, der Bau der Körperform analog (KUNST 1936).



ZWEI NEPHRONE BEI URODELEN.

ABB. 15.

AUS: PORTMANN

Die letzten Gruppen in der Tierreihe: Reptilien, Aves und Mammalia - letztere werden als Amniota zusammengefaßt, zeigen gemeinsam den Metanephros als höchstdifferenzierte Form aller Ausscheidungsorgananlagen. Zwar wird der Pronephros noch in alter Weise, meist über 5-10 Segmente,

embryonal angelegt, wird jedoch schon sehr bald zurückgebildet. Das gleiche Schicksal erleidet der Mesonephros. Er erscheint nur vorübergehend, um bei manchen Tierarten sehr früh, bei anderen etwas später, kurz nach der Geburt, von dem dann einzig funktionstüchtigen Organ, dem Metanephros, abgelöst zu werden.

Die Bildungsweise erfolgt analog den Amphibien, so daß man auch hier in kranial-kaudaler Richtung pro Segment mehr als ein Nephron findet. Nephrostome sind nicht mehr angelegt (s. Abb. 17).

Wenn auch der Metanephros mit dem Pro- und Mesonephros vieles gemeinsam hat, so zeigt er doch eine fortgeschrittenere Entwicklungsstufe: Das Mesoderm liefert wieder die Anlage, doch der Gang der Entwicklung ist durch das Vorwachsen der Ureterknospe ein völlig neuer. Diese induziert das völlig unsegmentierte Nierenblastem zur Ausbildung der Kanälchen mit Malpighischen Körperchen. Nicht nur das dadurch auftretende ektodermale Sammelröhrensystem unterscheidet die Amnier von den Amphibien, sondern auch das Auftreten der Henle'schen Schleife. Sie entsteht durch stärkere Windungen und durch die Unterscheidung vom distalen und proximalen Kanälchen. Außerdem fehlen bewimperte Abschnitte und Nephrostome im Verlauf des Kanälchens. Die Henle'sche Schleife erfährt innerhalb der Reihe der Amnier eine ständige Verlängerung (s. Abb. 16, 17). Die längste Henle'sche Schleife zeigen die Mammalia.

Bei allen Amniern sind die einzelnen Teilstücke eines Nierenkanälchens vorhanden. Nur zeigen die Tierarten unterschiedliche Organisation dieser Teile innerhalb des Organs.

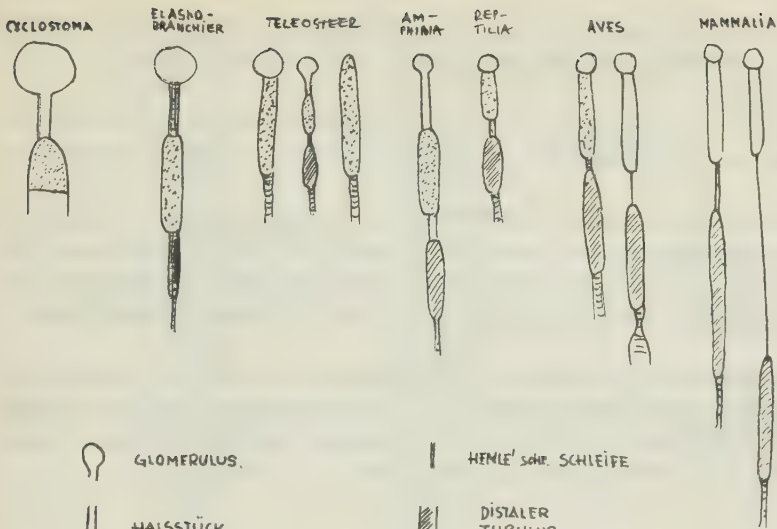


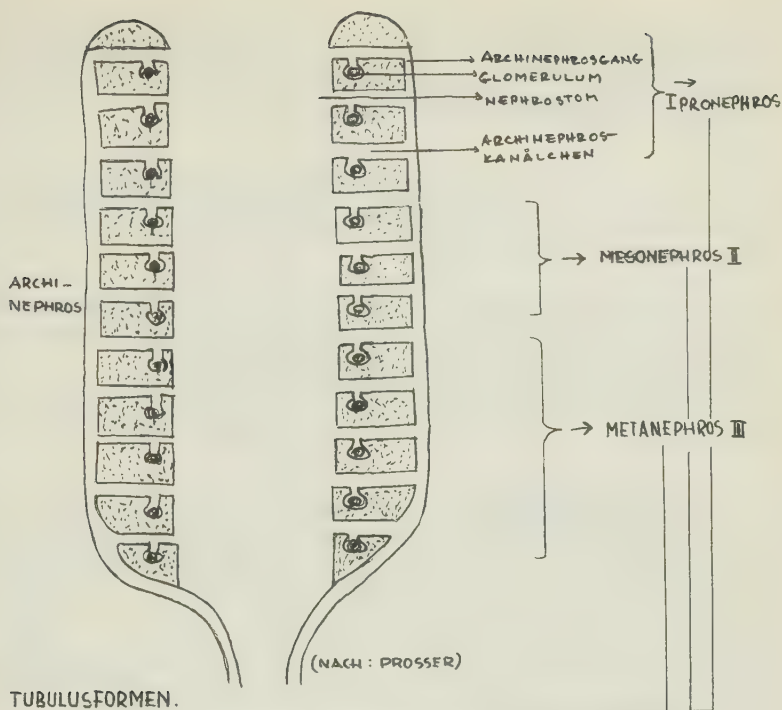
ABB. 16.

DER BAU DER NEPHRONE BEI DEN VERTEBRATEN
IN SCHEMATISCHER DARSTELLUNG.

AUS: PROSSER.

Zum besseren Verständnis des Aufbaus der Niere der Tiere seien die makroskopischen Verhältnisse der menschlichen Niere in Erinnerung gerufen:

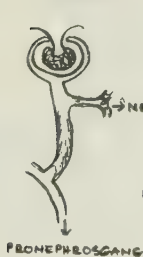
- I. Der Nierenkanal beginnt mit dem Malpighischen Körperchen, das aus der Bowman'schen Kapsel mit Glomerulum besteht und in der Rinde liegt.
- II. Darauf folgt der proximale Schenkel des Tubulus contortus mit ab- und aufsteigendem Ast der Henle'schen Schleife und der distale Schenkel des Tubulus contortus. Alle Teile liegen in der Pyramide und gehören zum Nierenmark. Die Columnae Bertini trennen die Pyramiden voneinander.
- III. Die terminalen Sammelröhren vereinigen sich am Ende der Pyramide und münden auf den Nierenpapillaren aus. Diese wölben sich wiederum gegen die Nierenkelche, die mit dem Nierenbecken und dem sekundären Harnleiter zum ektodermalen harnableitenden System zählen, vor.



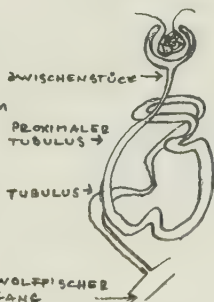
I PRONEPHROS

II. MESONEPHROS

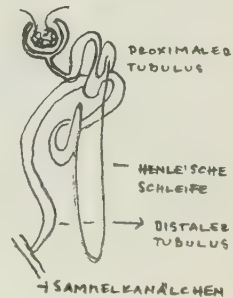
III METANEPHROS



BEI: CYCLOSTOMA



BEI: AMPHIBIA



BEI: MAMMALIA

DIE EINZELNEN TUBULIFORMEN IN BEZIEHUNG ZUM ARCHINEPHROS ^{ABB 17}

Während bei den Reptilien und Vögeln zwischen Rinden- und Markschicht noch nicht deutlich unterschieden werden kann, findet man den einfachsten Aufbau eines Nierenorgans mit Mark und Rinde bei Marsupialia und Insectivora, bei denen alle Sammelkanäle auf einer Papille des Nierenbeckens enden (siehe Abb. 18).

Bei Carnivora und Artiodactyla trägt das Nierenbecken eine sich gegen das Mark vorwölbende Nierenleiste, die auf sich die Sammelkanäle vereinigt, so daß eine Papille fehlt (s. Abb. 19).

Auch bei Perissodactyla geht die Papille verloren. Statt dessen geht vom Nierenbecken ein kranial und kaudal gerichteter Gang aus, in dem die Sammelkanäle verlaufen. Diese Form wird Recessus-Niere genannt.

Von der einfachsten makroskopischen Form herkommend, kann man die Papillen der Niere von Mensch und Schwein als aufgeteilte Nierenleiste betrachten.

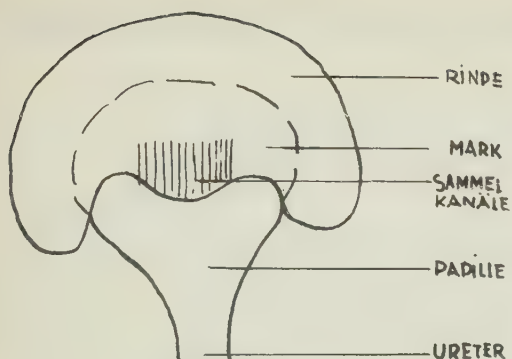
So wie die innere Organisation der Niere auf den Entwicklungsgegenstand des einzelnen Tieres innerhalb der Tierreihe hinweist, so auch die äußere Form: Die Reptilienniere ist noch sehr lang und breit, und weist noch eine ausgeprägte Lappung auf, die für die Beweglichkeit des Tieres notwendig ist. Eine Pyramide mit Nierenkelch entspricht jeweils einem Lappen.

Eine weitere Differenzierung dieser Form finden wir in der Renculi-Niere verwirklicht (s. Abb. 20). Bei dieser verzweigt sich der Ureter, reicht bis an die Columnae Bertini heran und zeigt an seinen Enden jeweils eine kleine Niere mit einer Papille.

Immer liegen die Nieren im kaudalen Körperteil, eine meist tiefer als die andere, bei den Schlangen sind sie sogar hintereinander angeordnet.

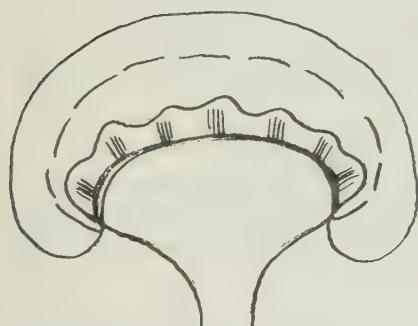
Je höher wir in der Tierreihe aufsteigen, desto gedrungener, desto kompakter und desto glatter werden die Organe:

Bei den Vögeln sehen wir nur eine ventrale Lappung -meistens drei Lappen-, die dorsale Fläche ist dem Becken angepaßt, d.h. sie hat eine glatte Oberfläche. Bei den Säugetieren findet man dann die scharf abgegrenzte, glatte, gedrungene, bohnenförmige Niere, die der menschlichen Niere sehr ähnlich ist.



NIERE MIT
EINER PAPILLE.

ABB. 18 AUS: V. JHLE.



NIERE MIT
NIERENLEISTE.

ABB. 19. AUS: V. JHLE.



RENCULI -
NIERE.

ABB. 20. AUS: V. JHLE.

IV. ZUSAMMENFASSENDE DARSTELLUNG DER ENTWICKLUNG UND MORPHOLOGIE DER AUSSCHIEDUNGSORGANE BEI DEN HAUPTTIERSTÄMMEN

Die Niere und ihre Vorstufen sind paarig angelegt, das Bildungsmaterial ist das Mesoderm. In aufsteigender Reihe der Species erscheint der Pronephros, der Mesonephros, als letztes der Metanephros als funktionstüchtiges Ausscheidungsorgan.

Der Pronephros bleibt noch bei einigen Teleostiern als funktionstüchtige Niere im erwachsenen Organismus erhalten, der Mesonephros löst ihn bei den übrigen Fischarten und den Amphibien ab. Der Pronephros degeneriert. Nur der primäre Harnleiter wird vom Mesonephros übernommen. Bei Vögeln und Säugetieren degeneriert auch dieser beim erwachsenen Tier bis auf einige Rudimente. Der primäre Harnleiter, oder Wolff'scher Gang, wird nur bei männlichen Tieren mit in das Genitalsystem einbezogen. Der Metanephros ist das Organ des erwachsenen Organismus der Amnier. Ein sekundärer Harnleiter, der Ureter, der aus der Kloake gegen die Nierenanlage vorgewachsen ist, bildet auf beiden Seiten den ableitenden Harnweg.

Der Pronephros hat Ähnlichkeit mit dem Archinephros:

Er ist streng metamer gegliedert, hat Verbindung mit dem Coelom durch Nephrostome und mit dem arteriellen Gefäßsystem durch die Pronephroskammern, die die Glomerula durch innere oder äußere Kammern umgeben können.

Die Harnkanälchen des Mesonephros sind zahlreicher und gewundener, da auch länger, als im Pronephros. Jedem Kanälchen ist eine zu einem Malpighischen Körperchen modifizierte innere Pronephroskammer mit Glomerulum zugeordnet. Die Beziehung zum Coelom wird in den meisten Fällen aufgehoben.

Immer fehlen dem Metanephros die Nephrostome, ebenso der segmentale Bau des Organs. In kleinem Raum sind viele geknäuelte und gewundene Harnkanälchen (= Tubuli) mit ihren Anfangspunkten, den Malpighischen Körperchen, untergebracht. Malpighisches Körperchen und Tubulus bis zum Sammelrohrsystem bilden die Einheit eines Nephrons.

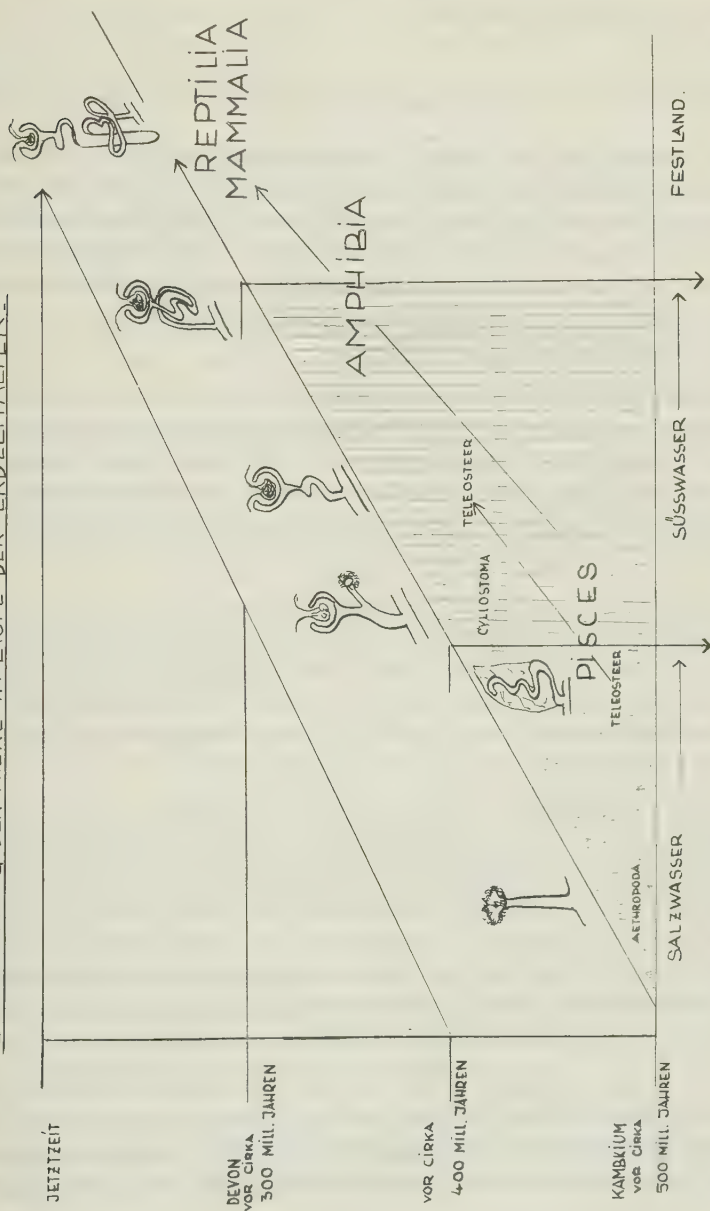
(Ein sekundärer Harnleiter, der Ureter, leitet auf beiden Seiten den Harn ab).

Die drei Nierentypen der Vertebraten, der Pronephros, der Mesonephros und Metanephros können als aufeinanderfolgende Entwicklungsstufen vom Embryo zum Erwachsenenorgan angesehen werden. Pro- und Mesonephros sind noch schmal und lang, der Metanephros ist gedrunken und kompakt.

Aus entwicklungsgeschichtlicher und makroskopischer Sicht muß der Meta-

nephros als d a s Nierenorgan angesehen werden. Losgelöst vom Genital-
apparat und Coelom dient er allein der Harnzubereitung und -ableitung.

ENTWICKLUNG DER NIERE IM LAUFE DER ERDZEITALTER.



C. PHYSIOLOGISCHER TEIL

I. STAMMESGESCHICHTE UND ARBEITSWEISE DER EXKRETIONSSYSTEME

Der Metanephros geht in der Reihe der Exkretionssysteme durch seine Errungenschaft der Glomerula, dem Tubulusapparat und der Henle'schen Schleife als hochdifferenziertes Organ hervor. Daß aber jedes andere Exkretionssystem, das noch nicht zu dieser Perfektion gelangt ist, im jeweiligen Organismus seine Berechtigung hat, läßt sich am besten am Lauf der Stammesgeschichte erkennen. Erst eine Wandlung oder Revolution der Umwelt fordert einen Umbau und eine fortschreitende Entwicklung für das Organ.

Nach Ehrenberg ist das Sternzeitalter das erste Erdzeitalter überhaupt. Ihm folgen die erste und zweite Hälfte des Archaikums. Sternzeitalter und die erste Periode des Archaikums werden nur von der Atmosphäre und der Lithosphäre bestimmt. Erst in der zweiten Periode des Archaikums tritt die Hydrosphäre hinzu, so dass damit die Voraussetzung für die Entwicklung von Tier und Pflanze gegeben war.

So ergibt sich die Forderung für ein Organ, den Wasserhaushalt zu regulieren und außerdem die giftigen Endprodukte des Stoffwechsels aus dem Körper zu eliminieren: Dies wurden die Aufgaben eines Exkretionssystems. Die Umwälzungen der Erdzeitalter, die die Tierwelt in immer wieder neues Milieu versetzte, zwang die Niere dazu, ihre Gestalt zu verändern, um das innere Milieu konstant zu erhalten.

Der Beginn der Tierwelt wird in das salzige Urmeer verlegt. Wasser mit hoher Salzkonzentration, hohem osmotischen Druck, bedeutete das Urmilieu, aus dem die Tiere ihre Kraft schöpften. Den Zellen des Exkretionssystems fiel die Aufgabe zu, die intrazelluläre Salzkonzentration konstant zu halten. Durch Ionen-Transportmechanismen, hauptsächlich Na- und K-Ionen betreffend, werden die Salze dem Meer zurückgegeben. Bei gleichen Konzentrationsverhältnissen im Zellinneren und im Außenmedium spielten sich diese Vorgänge problemlos ab, für Protozoen und Metazoen in gleicher Weise.

Als jedoch zu Ende des Kambriums eine große Veränderung der Erdoberfläche aus einem großen Teil der Salzwassertiere Süßwassertiere machte, und damit das innere Milieu dem äußeren widersprach, brauchte der Organismus eine Einrichtung, um das einströmende, gering salzhaltige Wasser aus dem Organismus

zu eliminieren. Außerdem mußte den Körperzellen das Milieu des Meeres, ihr ursprüngliches Milieu, erhalten bleiben: So berichtet KRAMER, 1964, in einer Arbeit.

Dem abzuschneidenden Wasser müssen zunächst die lebensnotwendigen Ionen entzogen werden: Diese Aufgabe fällt dem Glomerulum zu, das jedoch bald unzureichend wird und als Bestandteil in das komplizierte Nephron eingebaut werden muß, der jetzt die Auswahl der Ionen trifft.

Mit dem Wechsel vom Salzwasser zum Süßwasser - vor ca. 400 Mill. Jahren - wird die Tierwelt von Vertebraten bestimmt. Wir sehen wie in aufsteigender Tierreihe allmählich das Glomerulum, das Harnkanälchen oder der Tubulus entwickelt werden, um den Aufgaben, den der Gesamtorganismus an das Exkretionssystem stellt, gerecht zu werden.

Im Devon schützen zwar noch wasserundurchlässige Panzer die Fische davor, daß nach den Gesetzen der Osmose Süßwasser in das konzentrationsreiche Innenmedium eindringt, da diese Fische jedoch durch natürliche Selektion aussterben, muß das Glomerulum die Schutzfunktion des Panzers ersetzen: Mittels der Herzkraft wird vom zuführenden arteriellen Gefäß des Glomerulum das überflüssige Wasser in die Bowman'sche Kapsel abfiltriert (s. Seite 48).

Die Zellwände der geknäuelten Kapillaren halten nur die Blutkörperchen und Proteine zurück, Salze und Wasser lassen sie ungehindert durchlaufen.

Da jedoch nun Mineralien im umgebenden Milieu sehr rar geworden sind, werden die Tubuli dazu gezwungen, diese zurückzuressorbieren, was hauptsächlich im distalen Tubulus geschieht.

Im frühen Devon begibt sich dann der Vertebrat vom Wasser auf das Festland, vorerst jedoch noch, um zwischenzeitlich in das alte Medium, das Wasser, zurückzukehren. Diese Eigenschaft sehen wir im Amphibium verwirklicht. Die Differenzierung des Exkretionssystems, die ein Landleben erfordert, sind noch nicht ausreichend vorhanden, so daß ein Amphibium, das an Land durch Ausdünstung durch die Haut viel Wasser verliert, zur Rückkehr ins Wasser gezwungen wird.

Hier nimmt es Wasser durch die Haut auf, und gibt es in größerem Ausmaß als an Land durch die Niere ab: Das Problem des einmal geringen, dann wieder größeren Glomerulumfiltrates wird gelöst durch die Verbindung von Nervensystem, Blutgefäßsystem und Exkretionsorgan.

Sensible Endorgane, vom Sympathicus innerviert, steuern den Filtrationsdruck vom Glomerulum und helfen, das notwendige Wasser an Land wieder einzusparen. Dem Landfrosch kommt allerdings noch ein weiterer Mechanismus zu

Hilfe: Ein Hormon, das Adiuretin, macht den distalen Tubulus besonders durchlässig für Wasser, so daß es besser zurückresorbiert werden kann (KRAMER, 1964).

Für die Reptilien wird das Landleben einfacher. Wasser- und salzeinsparende Mechanismen werden vervollkommnet, und hinzu tritt eine wasserundurchlässige, vor Austrocknung schützende Haut. Die Fähigkeit, die Stoffwechselendprodukte in kristalliner Form abzuscheiden, wird in gleicher Weise auch von den Vögeln übernommen. Auch wird das Eiweiß nicht mehr ganz zu NH_3 abgebaut, was viel Wasser erfordert, sondern nur noch zu Harnsäure.

Als fest mit dem Landleben verbundene Tiere fordern die Säugetiere wasser- und salzeinsparende Einrichtungen. Da die Ausscheidungsprodukte jedoch wieder denen der Amphibien ähnlich sind, macht das Exkretionsorgan folgende Umwandlung durch: Durch Auftreten der Henle'schen Schleife, dem Verbindungsstück zwischen proximalem und distalem Tubulus, hat der tubuläre Apparat das letzte Stadium der Entwicklung erreicht. In der Henle'schen Schleife wird das Wasser für den Organismus zurückresorbiert.

Aufgrund dieser Überlegungen muss die morphologische Entwicklung des Nierenorgans, die im ersten Teil der Betrachtungen erläutert wurde, im Zusammenhang mit der Stammesgeschichte als sinnvoll bezeichnet werden.

Die Funktion bleibt dieselbe. Erst die Änderung des Milieus, in dem der Organismus lebt, bewirkt die Weiterentwicklung des Exkretionssystems - von den Protonephridien bis hin zum Metanephros.

II. EXKRETE UND MÖGLICHKEITEN DER EXKRETION BEI VERSCHIEDENEN TIERSTÄMMEN

Bevor die Arbeitsweisen der verschiedenen Exkretionssysteme in der Tierreihe erörtert werden, sollen zunächst allgemein die Exkrete und die Exkretionsarten besprochen werden.

Die Funktion der Niere ist bereits mehrfach erläutert worden und es hat sich gezeigt, daß sie neben der Regulation des Wasser- und Mineralhaushaltes auch dazu dient, die stickstoffhaltigen Endprodukte des Eiweißstoffes aus dem Körper zu entfernen. Diese sind ein ungefährer Maßstab für den Entwicklungsstand des Organismus innerhalb des gesamten Tierreichs:

Oben wurde von den Reptilien bereits berichtet (S. 40), daß sie die Eiweiße nur bis zur Harnsäure abbauen, um das zusätzliche Wasser, das die Elimination von Harnstoff verlangt, einzusparen. Durch ein Molekül Harnstoff können nämlich nur 2 N-Atome abgestoßen werden. (HARBERS, 1964), durch Harnsäure dagegen 4 N-Atome. NH_3 ist das Abbauprodukt der niederen Tiere (der Protozoen, Coelenteraten, Anneliden, Lamellibranchiaten, Cephalopoden, Echinodermen, Crustaceen). Sie haben genügend Wasser zur Verfügung, um NH_3 in salzartiger Bindung flüssig auszusecheiden (s. Abb. 21).

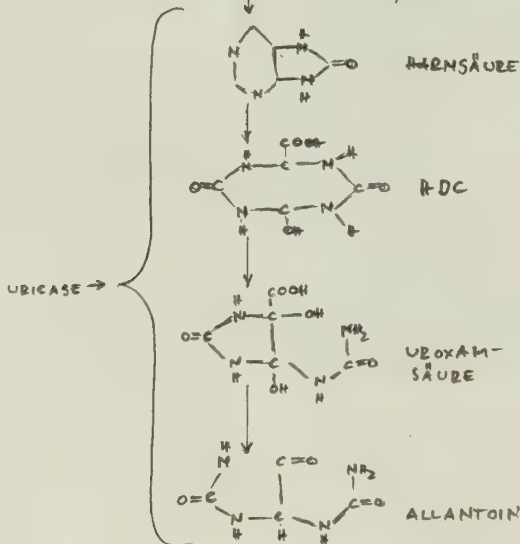
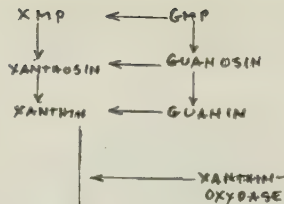
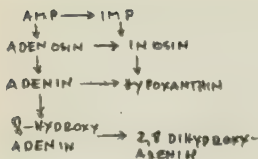
Als nächst höheres Exkret wird der Harnstoff bei Selachiern und Dipnoern, Amphibien und Schildkröten beschrieben.

Während man die erste Gruppe als amniotische Tiere bezeichnet, werden letztere ureotisch genannt. Diese gehören bereits den höheren Tieren, den Vertebraten, an. Als dritte bleibt die Gruppe der uricotelischen Tiere zu erwähnen. Hauptexkret ist die Harnsäure, die als primäre und sekundäre Urate von Reptilien, Vögeln, von Arthropoden, Mollusken und vom Menschen ausgeschieden wird.

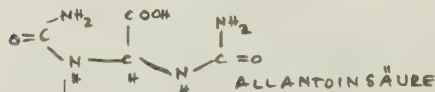
Die Säugetiere bauen im allgemeinen wieder bis zum Allantoin ab, ein Teil der Teleostier sogar bis zur Allantoinsäure.

Die Betrachtung der Entwicklung des Tubulusapparates bei den einzelnen Tierstämmen im Zusammenhang mit den Erdzeitaltern gibt für diese Tatsache eine Erklärung: Während die Reptilien und die Vögel darauf angewiesen waren, den Schritt vom Wasser auf das Land durch Exkrete zu kompensieren, die bei ihrer Elimination nicht so viel Wasser benötigten, übernimmt bei den Säugetieren die vollausgebildete Henle'sche Schleife diese Aufgabe. Hier wird das Wasser zurückresorbiert, das für das Leben des Organismus notwendig ist.

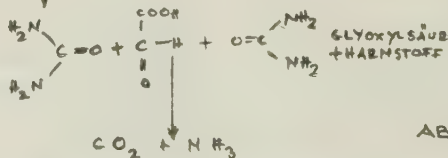
Die Art der Exkrete ist jedoch nicht nur von dem Bau des Ausscheidungsorgans der Tierspezies abhängig, sondern auch die Nahrung kann entscheidenden Einfluß haben. So scheiden Pflanzenfresser z.B. in der Hauptsache Hippursäure aus.



ALLANTOINASE



ALLANTOICASE



$H = \beta\text{-HYDROXYACETYLEN-}$
 $D = \text{DIUREIN-}$
 $C = \text{CARBONSÄURE}$

PRIMAT, VÖGEL, MOLLUSKEN, INSEKTEN.

DE MEISTEN SÜGERTIERE.

KNOCHENFISCHE.

FISCHE + AMPHIBIEN

CRUSTACEEN

ABB. 21.

AUS: HÄRBERS

PURINABAUSTOFFEN BEI DEN TIERSTÄMMEN.

Wenn nun die Ausscheidungsprodukte mehr oder weniger differieren, so trifft man doch immer auf drei Exkretionsmechanismen:

- 1) die Filtration in den Glomeruli, falls solche schon vorhanden,
- 2) die Rückresorption und
- 3) die Sekretion in den Tubuli.

Diese Mechanismen werden zunächst isoliert bei den einzelnen Tierstämmen gefunden, bis sie später in einem einzigen Arbeitssystem, dem des Metanephros der Amnier, zusammengefaßt werden.

III. HAUPTTIERSTÄMME UND ARBEITSWEISE IHRER AUSSCHIEDUNGSORGANE

Die Protozoen sind in der entwicklungsgeschichtlichen Betrachtung nicht erwähnt worden, weil ihr "Exkretionssystem" nur aus einer Zellorganelle besteht und bei der Darstellung der Morphologie nicht in die Entwicklung der fortschreitenden Tierreihe paßte, für die Darstellung der Physiologie muß sie erwähnt werden.

Eine kontraktile Vakuole, dicht unter der Pellicula gelegen, die ihren Inhalt rhythmisch nach außen entleert, reguliert den Wasserhaushalt dieses einzelligen Organismus. Im klassischen Fall wird sie, so bei *Paramecium*, von einem oder auch mehreren zuführenden Kanälen versorgt, die von einem "Nierenplasma" (BUDDENBROCK, 1950) umgeben sind, das die eigentliche exkretorische Aufgabe erfüllt. Mehrere Ausführgänge sind durch Ventriklappen verschlossen und verbinden die Vakuole mit der Außenwelt. Bemerkenswert ist, daß sie nur bei Süßwasserformen vorkommt. Das zum Innenmedium des Tieres hypotone Süßwasser dringt in den Zellkörper ein, und die kontraktile Vakuole beginnt, es aus der Zelle zu entfernen.

Protozoen, die in isotonem Medium oder auch im Seewasser leben, fehlt diese Exkretionseinrichtung.

Ebenso verhält es sich bei den Coelenteraten, die im marinen Medium leben. Sie haben nur geringe osmoregulatorische Fähigkeiten entwickelt, die jeder einzelnen Zelle zu eigen sind.

Nur der Brackwasserpolyt *Cordilophora* zeigt wieder eine aktive Osmoregulation wie ein Süßwasserprotozoen.

Als erstes echtes System, das die Exkretion besorgt, -bei den Protozoen war es nur eine Zellorganelle- treten Protonephridien in Aktion. Während die Wasser-

aufnahme bei den Rotatorien hauptsächlich durch den Mund vor sich geht, so bei allen Süßwasser- und Brackwasser- Plathelminthen durch die Haut. Die Endzellen des Apparates oder die Solenocyten sorgen nun für die Filtration des Wassers aus dem Parenchym in das ableitende Kanälchen, in dem durch Schlagen des Wimpernbüschels oder der Wimper ein negativer Druck im Innern entsteht, der die Flüssigkeit durch die Wand des Kanals hindurchtreten läßt. Dieser Vorgang spielt sich bei den Solenocyten nur in dem dünnwandigen Halsmembranteil, dem Solenosom, ab. Eine besondere Stütze entsteht durch Verwachsungen mit dem umgebenden Parenchym, damit das Solenosom dem negativen Druck widerstehen kann (s. S. 9).

Die Ausscheidung erfolgt dann über eine Endblase, einem erweiterten Kanalteil, die wir in gewisser Weise mit der kontraktilen Vakuole vergleichen können. Die Entleerung dieser Blase ist abhängig vom Außenmedium. Je konzentrierter es ist, desto mehr sinkt die Frequenz der Blasenentleerung. Die Frequenzpausen können sich bis zu einer Stunde ausdehnen.

Während die Mehrzahl der Autoren noch nichts über die Funktion der Kanälchenwände berichtet, beschreibt HEIDERMANNS, 1957, daß hier schon eine allgemeine selektive Rückresorption stattfindet. BROD, 1964, spricht dagegen ihnen nur die Sekretion zu, die Rückresorption sei das Privileg der Chordaten.

Bei den Nephridien der Anneliden soll der Mechanismus für die Rückresorption bereits, nach BUDDENBROCK, weiterentwickelt sein. Nephridialflüssigkeit, die keine Kolloide mehr enthält, gelangt durch den Trichter in die Kanälchen, wo ihre Glucose, Aminosäuren, PO_4 , Cl , Na , Kreatinin und H_2O entzogen werden. An dieser "Arbeit" sollen nach JORDAN, 1927, die Wandzellen der Kanälchen maßgeblich beteiligt sein. JORDAN berichtet auch von Leukocyten, die mit Harnsäuregranula beladen sind und mit der Nephridialflüssigkeit zum Coelomtrichter wandern. Im Innern der Kanälchen lösen sie sich auf. HEIDERMANNS berichtet von sogenannten Sammelzellen oder Arthrocyten, bei Anneliden von Chloragogenzellen, bei Hirudeen von Bothryodalzellen, die auch mit Exkreten beladen sind. (Bei den Echinodermen sind sie der einzige Ausscheidungsmodus). Dieser Ausscheidungsmechanismus, den BROD als direkte Sekretion bezeichnet, ist wieder nur bei Süßwasser- und Brackwassermechanismen intakt. Die marinen Formen zeigen keinen aktiven Wasserhaushalt.

Bei den Crustaceen sieht man, wie die Ausscheidungsorgane der Süßwassertiere im Vergleich zu den Seewassertieren immer entscheidendere Aufgaben erhalten und dadurch unentbehrlich werden. Die sogenannten stencionalinen Krebse leben in hochkonzentriertem Seewasser, mit dem ihr Blut isoton ist.

Wasserwechsel und Osmoregulation sind nicht von Bedeutung unter normalen Umständen. Nur zu starke oder zu schwache Medien fordern das Leben der Tiere. Stenohaline Krebse, deren Blut hypoton zum Meerwasser ist, sezernieren das überflüssige Salz im Labyrinth der Antennendrüse, die sonst nur die Wasserabscheidung besorgt.

Der Salz- und Wasseraustausch kann an der einzigen dünnhäutigen, für beide Seiten permeablen Stelle des Körpers, den Kiemen, vor sich gehen, während die Wasserausscheidung von den Maxillar- oder Antennendrüsen übernommen wird.

Euryhaline Krebse leben im Brackwasser und unterscheiden sich von den erstgenannten nur durch das zum Außenmedium hypertone Blut, das durch geringere Durchlässigkeit von Haut und Kiemen und durch aktive Aufnahme von Ionen aus dem Seewasser, entgegen dem osmotischen Gefälle, bewirkt wird.

Der Harn ist wie bei den Seewasserformen isoton zum Außenmedium.

Auch bei der Wollhandkrabbe, die sowohl im Seewasser, wie im Süßwasser leben kann, werden für den Salztransport Kiemen und die Haut in Anspruch genommen. So müssen bis jetzt noch die Kiemen als das osmoregulatorische Organ angesehen werden.

Erst bei den Süßwasserkrebsen, den Flußkrebsen, gewinnt die Antennendrüse -mit Coelomsäckchen, Labyrinth, Nephridialkanal, Harnblase- an größerer Bedeutung. Das Blut ist dem Außenmedium hyperton und muß trotz des geringen Salzgehaltes des Süßwassers auch hyperton erhalten werden. Dies kann nur durch eine Rückresorption von Salzen geschehen, die hier dem Nephridialkanal zukommt. Beim Süßwasserkrebs ist es daher stark entwickelt, beim Seewasserkrebs fehlt er vollkommen (SCHLIEPER, 1934).

Trotz der Schutzmaßnahme, die Undurchlässigkeit der Hautschichten zu steigern, damit keine wertvollen Salze entweichen, auch kein Wasser eindringen kann, ist der Salzverlust durch den Harn noch zu groß. Er kann nur durch einen Absorptionsmechanismus an den Kiemen wettgemacht werden. Man beobachtet ihn bereits bei den Brackwassertieren. Die Antennendrüse sorgt allgemein für den Abfluß des Wassers. (Im Coelomsäckchen erscheint ein sogenannter Primärharn, im Labyrinth erfolgt wahrscheinlich die Sekretion von Salzen -bei den Seewasserkrebsen ist dieser Teil stark entwickelt- im Nephridialkanal die Rückresorption von Salzen bei den Flußkrebsen).

Erst durch die Milieuänderung, durch den Wechsel vom Seewasser zum Süßwasser, fallen dem Ausscheidungsorgan der Tiere mehr Aufgaben zu, es

mußte notgedrungen seine Gestalt ändern, wie es hier der verlängerte Nephridialkanal zeigt. Doch begegnet man immer noch einigen, das Exkretionssystem unterstützenden Faktoren, wie die Hautimpermeabilität und die Kiemen.

Ebenso werden die Coxaldrüsen der Arachnoiden für die Regulation des Wasserhaushaltes gebraucht. Sie dienen jedoch nur zur Abscheidung von osmotisch eingedrungendem Wasser. BROD beschreibt außer den eben erwähnten Mechanismen die direkte Sekretion durch arthropagozytäre Depurationskomplexe.

Bei den Insekten, die als ausgewachsene Tiere schon über dem Wasser leben, greift die oberste Hautschicht als wachshaltige Epicuticula schützend ein, um einen größeren Wasserverlust durch Verdunstung zu vermeiden.

Die Exkretionsorgane, die Malpighischen Gefäße, haben hier eine weitgehende Differenzierung erlangt: Man unterteilt ein Malpighisches Gefäß in drei Abschnitte: Den distalen, mittleren und proximalen, der mit dem Enddarm kommuniziert. Der distale Abschnitt ragt frei in die Leibeshöhle. Er befördert das Wasser aus der umgebenden Hämolymphe in das Kanalsystem. Der mittlere dient der Sekretion der Exkrete, die sich bei den Imagines nur noch aus wasserersparenden Gründen auf Harnsäure beschränken. Der proximale Abschnitt resorbiert Wasser, und nach HEIDERMANNS, 1957, auch Elektrolyte, aus dem Lumen des Kanals zurück, um es der Körperflüssigkeit zurückzugeben. Bei Lepidopterenlarven treten für die Rückresorption häufig sogenannte Kryptonephridialtuben auf. Sie sind mit dem distalen Kanalteil enger verknüpft.

BUDDENBROCK, 1950, spricht trotz des differenzierten Baus den Malpighischen Gefäßen keine größere Bedeutung für den Salz- und Wasserhaushalt zu. Er verweist auf die Rectaldrüsen, die ebenfalls in den Enddarm münden und Wasser, und vor allem Elektrolyte für das Blut zurückresorbieren.

PROSSER, 1962, berichtet außerdem von einem besonderen Mechanismus, der es ermöglicht, aus der Luft Wasser zu absorbieren. Die Insekten haben hierfür eigene Hygrorezeptoren ausgebildet.

Bei den Wasserinsekten sind in der Literatur Analpapillen am Enddarm beschrieben. Sie stehen im Dienste des Wasserhaushaltes und der Ionenrückresorption. Ihre Länge variiert mit dem Salzgehalt des Wassers. Nur bei geringerer Salzkonzentration des Wassers sind sie zu langen Papillen entwickelt, damit der Salzverlust, den der Organismus durch die Malpighischen Gefäße erleidet, ausgeglichen werden kann.

Als Besonderheit der Malpighischen Gefäße bliebe noch ihre Speicherfunktion für Harnsäurekristalle zu erwähnen. Man bezeichnet sie daher häufig als Speicherniere.

Die Insekten erreichten dadurch, daß sie viele unterstützende Hilfsmechanismen entwickelt haben, eine relativ große Unabhängigkeit von ihrer Umgebung. Diese Unabhängigkeit ist zwar noch nicht allein durch das Exkretionsorgan erreicht, doch werden hier bereits die stickstoffhaltigen Endprodukte abgeschieden, die bisher noch nicht von der Niere eliminiert wurden.

Ein Salzsekretionsmechanismus ist nicht beobachtet worden. Durch den Wechsel des Tieres vom Salz- zum Süßwasser wurde diese Einrichtung überflüssig.

Bei den Mollusken unterscheidet man -wie bei den Insekten- zwischen Wasser- und Landtieren. Die Seewassermollusken zeigen keine aktive Osmoregulation mehr. Ihr Blut ist dem Seewasser isoton. Die Süßwassermollusken entziehen dagegen der Pericardialflüssigkeit, die ja als Urharn in die Nephridien einströmt, Salze durch Rückresorption im Nephridialkanal. Es entsteht so ein hypotoner Harn.

Als Landmollusk ist das Exkretionssystem von *Helix pomatia* bei BUDDENBROCK genauer beschrieben. Die Cilien des einzigen Nephridiums spülen hier die Pericardialflüssigkeit, oder Hämolymphe, in den Renopericardialgang, der mit dem eigentlichen Nierenkanal oder Nierensack in Verbindung steht. Durch starke Fältelung und Aufspaltung wird letztere zum vorher erwähnten Bojanus'schen Organ, in dessen Septen starke Blutgefäße verlaufen, die wiederum Exkrete an das Septumepithel abgeben. Die Epithelzellen stoßen ihre Spitzen mit den Exkretgranula in das Nierenkanallumen ab, so daß dann hier Konkreme und Zelldetritus zu finden sind. Die Abgabe der Exkrete erfolgt diskontinuierlich, ungefähr alle 2 - 4 Wochen, jedoch nur im Sommer, im Winter werden die Exkrete gespeichert.

Eine Arbeit von VORWOHL, 1961, beschreibt auch flüssigen Harn bei Mollusken. Dieser entsteht jedoch nur bei ausreichender Wasserversorgung. Bei Wassermangel soll der Primärharn im Nephridialkanal resorbiert werden. Das Pericard soll überhaupt nicht an der Harnbildung beteiligt sein.

Bei den Vertebraten findet man für Wasserhaushalt und Exkretion einen komplizierteren Mechanismus als bei den Avertebraten. Noch bleiben die Tiere im Wasser, sie verlieren jedoch einige, das Ausscheidungssystem unterstützende Faktoren für die Osmoregulation: Man beobachtet keine Epicuticula, keinen Panzer und keine undurchlässige Haut, ebenso keine zusätzlichen Drüsen oder Analpapillen.

Hier wird nun ein neuer Mechanismus gefordert, der es gewährleistet, das Wasser, das mit dem Süßwasser in den Organismus gelangt, abzufiltrieren: Er ist im Glomerulum verwirklicht, der innigen Verbindung von arteriellem Blutgefäßnetz, das sich in Kapillaren aufknäuel, mit dem Exkretionsapparat.

Die Zellwände der Kapillaren sind so gebaut, daß nur das Wasser mit den in ihm gelösten Salzen und Ab- und Aufbaustoffen Durchgang findet, während die größermolekularen Eiweiße und Blutkörperchen zurückgehalten werden.

Als besten Beweis für die filtrative Tätigkeit des Glomerulum muß nun die "aglomeruläre Niere" einiger mariner Teleostier angeführt werden. Diese Fische müssen sich im Gegensatz zur drohenden Wasservergiftung ihrer Süßwasserartgenossen vor einer Überschwemmung der Körperflüssigkeit mit Salzen hüten und können daher die Glomerula entbehren. Bei ihnen erfolgt nach STURKIE, 1954, und BROD, 1964, die aktive Sekretion extrarenal durch die Kiemen -bei den Säugetieren durch den proximalen Tubulusabschnitt-. EDWARDS, MARSHALL, 1934, bezeichnen diese aglomeruläre Niere als Provertebratenniere. (s. Abb. 12/13).

Der Tubulusapparat der Süßwasserfische beginnt dagegen mit einem Glomerulum, dessen Arbeitsweise kurz erklärt werden soll: Über die Beschaffenheit der Glomerulummembran wurde bereits gesprochen. Diese kann nur ausgenützt werden, wenn der arterielle oder Aortendruck höher ist, als der Harndruck. Erst dann erhält man ein Glomerulumfiltrat.

Das anschließende Kanälchen zeigt dann die Eigenschaften der Salzzurückresorption und der Sekretion von stickstoffhaltigen Produkten. So wird immer ein gewisser Salzgehalt im Blut gewährleistet (HEIDERMANN). Das Abbauprodukt der Eiweiße ist wieder Harnstoff, denn ihnen steht genügend Wasser zur Verfügung. (HARBERS, 1964). BROD, 1964, berichtet, daß das NH_3 noch aus dem Plasma und nicht als Abbauprodukt aus den Tubuluszellen stammt. Der Bau und die Arbeitsweise der Süßwasserfischniere kommen der Säugetierniere bereits sehr nahe.

Bei den Amphibien wird deutlich, mit welchen Mechanismen des Exkretionssystems der Organismus das Leben im Wasser und auf dem Lande ermöglicht. Auf jeden Fall kommt der Niere eine weitaus größere Rolle zu als bei den niederen Tieren, die hauptsächlich im flüssigen Medium leben.

Es diene der Frosch als Beispiel für die Amphibien. Er nimmt das Wasser durch die permeable Haut auf, die für ihn kein Schutz bedeutet. (Im Gegenteil: BUDDENBROCK sagt, feuchte Froschhaut verdunstet in der Zeiteinheit genau so viel wie eine Wasseroberfläche von gleicher Größe).

Schon makroskopisch beobachteten wir bei ihm ein Zunehmen der Tubuluslänge, die jedoch noch nicht an die Säugetiere heranreicht (BROD, 1964). Der Tubulus differenzierte sich zunächst in einen proximalen und distalen Abschnitt und legte sich in Windungen. Diese Entwicklung wurde notwendig, um

der geforderten Salzurückresorption gerecht zu werden, da durch die Haut auch Salze entweichen. Wichtiger aber noch als die Salzresorption ist die Rückresorption von Wasser in den Tubuli. Diese wird zum ersten Mal in der Tierreihe von einem Hormon, dem HHL-Hormon, dem Adiuretin, gesteuert. Bei Aufenthalt des Frosches auf dem Lande wird in den Tubuli und sogar in der Harnblase vermehrt Wasser rückresorbiert. Außerdem hat es Einfluß auf die Wasseraufnahme durch die Haut und die Verteilung des Wassers im Körper. (BROD nennt es das "Wassergleichgewichtshormon"). Nur bei Aufenthalt des Frosches im Wasser braucht das Hormon nicht in Kraft zu treten. Hier scheidet die Niere das osmotisch aufgenommene Wasser sofort wieder aus.

Auch hier finden wir einen aktiven Ionenabsorptionsmechanismus der Haut ausgeprägt. Absorbiert werden Cl, Br und Na-Ionen. Er ist der einzige unterstützende Faktor, der bei den Amphibien verzeichnet werden kann.

Im Exkretionssystem der Reptilien sieht man die Funktion der Tubuli bei kleinen Glomerula noch besser verwirklicht, da sie mehr auf dem Lande als im Wasser leben. Durch eine geringe Harnmenge (KRAMER, 1964 sagt, daß die Alligatoren ein Fünftel des Filtrates vom Frosch aufweisen) und durch Ausscheidung von Harnsäurekristallen sparen sie Wasser ein. - BROD beschreibt auch hier den Adiuretinmechanismus, der bei Bedrohung der osmotischen Stabilität das zuführende Blutgefäß zum Glomerulum drosselt, um H₂O-Verluste zu vermeiden.

Mit der Aves- und Mammalianiere erreicht das Ausscheidungsorgan in seinen Arbeitsmechanismen einen Höhepunkt. Durch das Leben der Amnier ausschließlich auf dem Festland sind die Vorgänge in der Niere bestimmt: Die Bowman'sche Kapsel, bei den Amniern zur Vollendung gelangt, erhält von den Glomerula den proteinfreien Primärharn, wie bereits bei den Amphibien und Mollusken beschrieben. Im weiteren Verlauf des Tubulus wird zunächst im proximalen Abschnitt für die Rückresorption von Salzen gesorgt, im Anschluß an diesen Abschnitt folgt die Henle'sche Schleife, die sich durch das ständige Leben der Säugetiere auf dem Festland ausbilden mußte, um immer mehr Wasser einzusparen.

Nach einem komplizierten Verfahren entzieht sie dem Harn das Wasser und konzentriert ihn dadurch in hohem Ausmaß. BURGESS, HARVEY, MARSHALL, 1933, sagen, daß die Henle'sche Schleife der Ort sei, der aus der Isotonie des Harns eine Hypertonie macht. SMITH 1951, verlegt diesen Vorgang in den Endteil des distalen Tubulus.

Die Wüstentiere zeigen diese Fähigkeit bis zur Perfektion verwirklicht. Unterstützend wirkt bei ihnen die Abdrosselung sämtlicher Wasserverluste und -falls notwendig- wird auf die Resorption von Wasser aus der Harnblase zurückgegriffen. Zu dem HHL-Hormon Adiuretin, das auch hier wieder die Harnabscheidung kontrolliert, und direkt an der Niere angreift, tritt ein Steroid-Hormon, das die Verschiebung vom extrazellulären und intrazellulären Wasser zur Folge hat.

IV. ZUSAMMENFASSENDE DARSTELLUNG DER PHYSIOLOGIE DER AUS- SCHWEDUNGSSYSTEME BEI DEN HAUPTTIERSTÄMMEN

In der vorliegenden Arbeit wird der Versuch unternommen, einen Überblick über die Entwicklung der Niere im Tierreich zu geben.

Über die wichtigsten Exkretionssysteme im Verlauf der Entwicklung der Tierwelt wurde berichtet.

Morphologische und physiologische Gesichtspunkte fanden dabei jeweils Berücksichtigung.

D. LITERATURNACHWEIS

1. Bhadura, J.J.: A Study of the Urogenital System of salienta
Tervuna 1957
2. Bolk, Goeppert, Kallius, Lubosch:
Handbuch der vergleichenden Anatomie der
Wirbeltiere
Bd. V 1938
3. Brod, Jan.: Die Nieren. Physiologie, klinische Physiolo-
gie, 1964
4. Budenbrock: Vergleichende Physiologie 1956
5. Ehrenberg, Kurt: Palaeobiologie und Stammesgeschichte,
Wien 1952.
6. Harbers, Eberhard: Die Nucleinsäuren
Stuttgart 1964
7. Heidermanns, Kurt: Grundzug der Tierphysiologie,
Stuttgart 1957
8. Herter: Vergleichende Physiologie der Tiere, 1950
9. von Ihle, von Kampen, Nierstrasz, J. Versluys:
Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 1927.
10. Jordan, H.J.: Physiologie der Tiere
Berlin 1929
11. Korschelt & Heider: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der
Tiere
Band I und II, 1936
12. Kozlik, Fritz: Über den Bau des Nierenkanälchens
Universität Prag 1939, Zeitschrift für Anato-
mie & Entwicklungsgeschichte, Nr. 110
13. Kramer, Kurt: Evolution der Niere
Bild der Wissenschaft, Juni 64

14. Kuhl, Hans: Die ableitenden Harnwege und die Endprodukte der Eiweißzersetzung bei den verschiedenen Klassen der Reptilien.
Zeitschrift für vergleichende Physiologie, Bd. 22, 1939.
15. Kunst, Johannes: Vergleichende Untersuchungen an Anurenennieren.
Zoologische Jahrbücher 1936, Heft 1
16. Kurz, Hermann: Entwicklungsgeschichtliche Unterlagen pharmakologischer Wirkungen, 1963.
17. Maichl & Brodie: Pharmacology and the Excretion of animals, 1963.
18. Maschkowzeff, Alexander: Phylogenie der Geschlechtsdrüsen und -ausführgänge vorgezeigt an der Entwicklung des Mesonephros bei Acipensidae, Salomoniden, Amphibien.
Zoologische Jahrbücher 1934, Heft 1 u. 2.
19. Meyer, Günter: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Malpighischen Gefäßen verschiedener Insekten.
Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopischer Anatomie 1957, Bd. 47
20. Moritz, Manfred: Anlage und Entwicklung der Coxaldrüse bei *Phalangium opilio*. Zoologische Jahrbücher 1959, Bd. 77, 2
21. Müller, Arno Hermann: Großabläufe der Stammesgeschichte
Jena 1961
22. Naef, Adolf: Entwicklung der Kiementaschen und Nephridien beim Lanzettfischchen.
Zoologische Jahrbücher 1939, Heft 4.
23. Nagel, Hermann: Die Angaben der Exkretionsorgane und der Kiemen bei der Osmoregulation von *Carcinus Maenas*
24. Pflugfelder: Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie der Tiere, 1962.

25. Portmann: Vergleichende Morphologie der Wirbeltiere, 1959
26. Prosser-Brown: Comparative Animal Physiology
Philadelphia - London
27. Seidel: Entwicklungsphysiologie der Tiere, 1950
28. Remane, Adolf: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik
Leipzig 1952
29. Sturkie, Paul: Avian Physiology
Ithaca N. Y. 1954
30. Sturm, Fallmar: Zu Fragen der Nierenphysiologie, besonders der Cladoceren nach elektiver Vitalfärbung, 1936, Bd. 23
31. Schlieper, Karl: Weitere Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Bau und Funktion bei den Exkretionsorganen Dekapoder Crustaceen. 1934, Bd. 20
32. Themius, Hofer: Stammesgeschichte der Säugetiere, 1960.
33. Thiel, Annemarie: Die Nierenkörperchen der griechischen Landschildkröte. Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie. 1957, Bd. 47
34. Torrey, T.H.: Morphogenesis of the Vertebrates, 1956
35. Ulrich, Klaus: Harnstoffausscheidung beim Frosch nach operativer Ausschaltung der Nierenpfortadern. 1955, Bd. 37
36. Vogel, Günther: Beiträge zur Nierenphysiologie der Haustiere
Berlin, Hamburg 1962
37. Vorwohl, Günther: Zur Funktion der Exkretionsorgane von *Helix pomatia*
Zeitschrift für vergleichende Physiologie, Berlin, Göttingen, Heidelberg, 1957, Bd. 39
38. von Weel, P.: Observations on the Osmoregulation in *Aphysa juliana* Paese
1954, Bd. 39

39. Weichert, Charlos, K.: Anatomy of the Chordates
New York, Toronto, London 1951
40. Wollmann & Kozlik: Zur Entwicklung des Ganoidennephrons,
Universität Prag 1943, Zeitschrift für Ent-
wicklungsgeschichte Nr. 113
41. Handbuch der Inneren Medizin, 1960., Band der Urologie

Herrn Priv. - Doz. Dr. Dr. F. MATOUSCHEK danke ich auf-
richtig für die Überlassung des Themas und seine freundliche
Unterstützung bei der Arbeit.

LEBENS LAUF

Als Tochter des praktischen Arztes Dr. med. Julius Hinrichs und seiner Ehefrau Christel geb. Schroeder, wurde ich am 6.11.1940 in Königsberg/Preußen geboren. In Aurich/Ostfriesland besuchte ich vier Jahre lang die Volksschule und wechselte über auf das Gymnasium, wo ich 1960 das Abitur im neusprachlichen Zweig bestand. Im selben Jahr begann ich das Studium der Medizin in Marburg und machte dort 1962 das Physikum, nach je einem Semester in Freiburg, Wien und Innsbruck beendete ich mein Studium mit dem Staatsexamen im Februar 1966.

